



**Résilience des sapinières aux surabondances des
grands herbivores**
**Le contrôle des densités permet-il le retour des composantes
taxonomiques et fonctionnelles de l'écosystème?**

Thèse

Marianne Bachand

Doctorat en biologie végétale
Philosophiae Doctor (Ph.D.)

Québec, Canada

© Marianne Bachand, 2013

Résumé

Combiner des approches basées sur la composition en espèces et sur les traits fonctionnels a permis d'évaluer la réaction de l'écosystème forestier boréal à la suite de réductions de densités de cerfs, dans un contexte de surabondance. Un dispositif de broutement contrôlé a été instauré en 2001 à l'île d'Anticosti et a été suivi pendant 8 ans. Dans ce dispositif, la densité de cerfs était maintenue à 4 niveaux : 0, 7,5, 15 cerfs/km² ainsi qu'à densité *in situ* (26-56 cerfs/km²). Avec l'approche taxonomique, 12 plantes, 11 papillons et 1 oiseau ont été identifiés comme indicateurs de 12 densités de cerfs. L'utilisation de combinaisons de deux ou trois espèces de plantes a ajouté des indicateurs pour 17 patrons de densités de cerfs augmentant ainsi la capacité d'estimation des densités. Ensuite, des syndromes fonctionnels à hautes densités et densités réduites de cerfs ont été identifiés grâce à l'analyse des traits fonctionnels des communautés. À haute densité de cerfs (>15 cerfs/km²), les traits dominants chez les plantes, tels qu'une reproduction végétative et une pollinisation et dispersion abiotique, impliquaient peu d'interactions avec les animaux, ce qui pourrait nuire au maintien de la biodiversité. De plus, bien que les méthodes de réduction de cerfs ne permettent pas, en 8 ans, un retour de la composition en espèces d'une sapinière de référence, elles permettent une succession menant à une composition fonctionnelle similaire à cet écosystème de référence. Finalement, les indices fonctionnels (ex : Rao), sont plus révélateurs de la réaction de la végétation à différentes densités de cerfs que les indices spécifiques (ex : Shannon), notamment lorsqu'on considère la variance de certains traits, comme la reproduction végétative qui diminue à haute densité de cerfs. Une faible variance d'un trait peut affecter la résilience d'un écosystème à de nouvelles perturbations. Ces résultats permettent d'entrevoir le retour d'une sapinière fonctionnelle sur l'île d'Anticosti avec une réduction des densités de cerfs.

Abstract

We combined specific and functional approaches of biodiversity to capture the impact of deer densities on communities of Anticosti Island. With the specific approach, 12 plants, 11 moths and one bird have been identified as indicator of 12 specific patterns of deer densities. The use of plant combinations in comparison with single plant species added indicators for 17 deer density patterns and increased our capacity to estimate deer density. Then, functional syndromes at high and reduced deer densities were identified through analysis of functional traits of communities. For example, plants at high densities ($> 15 \text{ cerfs/km}^2$) had a vegetative reproduction and abiotic pollination and dispersal. They are traits involving few interactions with animals, which could affect the maintenance of biodiversity. In addition, after eight years of succession, reduction of deer density on Anticosti did not allow the return of species composition similar to the one found in a reference stand of balsam fir forest. However, communities at reduced deer densities had similar composition of functional traits to the reference. Finally, the indices of species diversity (e.g. Shannon) did not change according to deer density but the indices of functional diversity (e.g. Rao) did. For example, the variance of some traits, such as vegetative reproduction, was reduced at high deer density. Low variance of a trait can affect the resilience of ecosystems to new disturbances. These results provide a glimpse for the return of a functional Balsam fir forest on Anticosti Island when deer densities are controlled.

Table des matières

RESUME.....	III
ABSTRACT	V
AVANT-PROPOS.....	XVII
REMERCIEMENTS.....	XXI
TABLE DES MATIERES	VII
LISTE DES TABLEAUX	XI
LISTE DES FIGURES.....	XIII
LISTE DES ANNEXES.....	XV
CHAPITRE 1	1
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Définir l'indéfinissable biodiversité.....	2
Mesurer la biodiversité : à multiples composantes, multiples mesures	3
La diversité taxonomique	3
La diversité fonctionnelle.....	4
Les perturbations environnementales « filtrent » les espèces avec des traits distinctifs	6
Les stratégies adaptatives	8
Les stratégies r et K.....	8
Les stratégies C-S-R.....	9
Les stratégies de Tilman	10
Les stratégies de Westoby	11
Les perturbations anthropiques et les modifications de la biodiversité	11
Les perturbations et la stabilité des écosystèmes : notions d'équilibre, de résistance et de résilience ...	11
La restauration pour pallier aux effets des perturbations.....	12
Les grands herbivores : une perturbation anthropique de la biodiversité	13
Les grands herbivores et les plantes.....	14
Les grands herbivores et les communautés végétales	15
Les grands herbivores et les communautés animales	15
Les grands herbivores et les fonctions des écosystèmes.....	16
Un laboratoire à ciel ouvert : la biodiversité de l'île d'Anticosti et sa population de cerfs de Virginie	17
Objectifs et organisation de la thèse.....	19
Hypothèses et prédictions	19
La composition des communautés de plantes, d'insectes et d'oiseaux dans un milieu subissant la pression des herbivores ongulés dépend de la densité d'herbivores.....	19
La réduction de la densité de grands herbivores modifie les traits des communautés végétales et animales.....	20
Contrôler les densités de cerfs permet le retour des composantes taxonomiques et fonctionnelles d'une végétation de sapinière	20
Les changements de la végétation occasionnés par une réduction de cerfs peuvent être détectés par différents indices de diversité.....	21
CHAPITRE 2:.....	23
SPECIES INDICATORS OF LARGE HERBIVORE DENSITY: COMPARING TAXA AND TESTING SPECIES COMBINATIONS	23
Résumé	24
Abstract	25
Introduction.....	26

Material and methods	27
Study area	27
Experimental Design	28
Sampling procedures.....	30
Statistical analyses.....	31
Results and discussion	33
General patterns.....	33
Single indicator species.....	34
Indicator species combinations	36
Conclusions	39
Acknowledgements.....	40
CHAPITRE 3:	41
FUNCTIONAL SYNDROME OF PLANTS, GROUND BEETLES AND SONGBIRDS FACING REDUCTION OF DEER DENSITY.	41
Résumé.....	42
Abstract.....	43
Introduction	44
Materials and methods.....	45
Study Site	45
Experimental Design	46
Sampling	46
Ground beetles.....	47
Songbirds	47
Species Traits.....	47
Statistical Analysis.....	48
Results.....	54
Plant traits	54
Ground beetle traits.....	55
Songbird traits	55
Relationships between plant and animal traits	55
Discussion.....	59
Conclusion	60
Acknowledgements.....	61
CHAPITRE 4:	63
RESTORATION OF HERBACEOUS PLANT COMMUNITIES IN LOGGED FORESTS AFTER DEER POPULATION CONTROL	63
Résumé.....	64
Abstract.....	65
Introduction	66
Material and methods	67
Study area	67
Control of deer density	69
Reference ecosystem.....	69
Sampling procedures.....	70
Plant traits	70
Statistical analyses.....	70
Results and discussion	73
Conclusions	76
Acknowledgements.....	77
CHAPITRE 5:	79

SENSITIVITY OF DIVERSITY MEASURES TO VEGETATION CHANGE AFTER DISTURBANCE	
REMOVAL	79
Résumé	80
Abstract	81
Introduction	82
Material and methods	83
Study site	83
Experimental design	84
Plant sampling and plant traits	84
Diversity measurements	85
Statistical analysis	86
Results and discussion	89
Species diversity	89
Functional diversity	90
Conclusions	95
Acknowledgements	96
CHAPITRE 6	97
CONCLUSION GÉNÉRALE	97
Les espèces indicatrices: un outil approprié pour estimer les densités de de grands herbivores	98
Réduire la densité de grands herbivores pour favoriser les interactions trophiques et le retour des composantes fonctionnelles des écosystèmes	100
Limites de l'étude et difficultés rencontrées	103
Le choix des traits	103
Le choix d'un écosystème de référence	103
Le choix des mesures de diversité	104
L'accès aux traits	104
Le mot de la fin : l'avenir des sapinières de l'île d'Anticosti	105
BIBLIOGRAPHIE	107
ANNEXE 1	121
ANNEXE 2	125
ANNEXE 3	129
ANNEXE 4	131

Liste des tableaux

Table 2.1: Number of common plant, ground beetle, bee, butterfly and songbird species sampled in each treatment (i.s. = <i>in situ</i> deer density between 27 and 56 deer/km ²) of the experimental browsing experiment on Anticosti Island in July 2007, i.e. six years after building enclosures and initiating browsing control. The number of taxa restricted to a given treatment as well as the number of individuals collected or recorded for animals (Individuals) are also presented. See Annexe1 for the complete list of species.....	34
Table 2.2: Results of the indicator species analysis for plants, for each of the 54 deer density patterns (see Fig. 2.3 for pattern descriptions). Sites: Number of permanent quadrats (10 × 10 m) belonging to each deer density pattern; Valid: Number of valid indicators detected (p-value < 0.05; A ≥ 0.6 and B ≥ 0.25); Final: Smallest set of valid indicators (maximum of four); Coverage: Percentage coverage of the final set of valid indicators; i.e., the percentage of permanent quadrats in which at least one of the final indicators was present.	38
Table 3.1. Description and code of the plant functional traits used in the statistical analysis.	50
Table 3.2. Description and code of ground beetle functional traits used in the statistical analysis.	51
Table 3.3. Description and code of songbird functional traits used in the statistical analysis.	52
Table 3.4: Two-way Analysis of Variance of the mean arrow length in the Co-Inertia analysis for the factors Deer density (0; 7.5; 15, <i>in situ</i> (IS) deer/km ²) and Vegetation cover type (uncut forest and cut-over areas) and their interactions. The deer densities with the same letter in the column groups have the same arrow length.	58
Table 4.1. Description and code for the plant functional traits used in the statistical analysis.	72
Table 4.2: Permutation tests of the Principal Response Curves analysis between years. for species and trait compositions of two reference ecosystems.	75
Table 5.1. Description and abbreviation of the plant functional traits.....	87
Table 5.2: Summary of the different measures of biodiversity currently used in the analysis.	88
Table 5.3: Species Richness, Shannon index and Simpson index of each deer density (deer/km ²) in uncut forest and cut-over areas. i.s. means <i>in situ</i> deer density.....	89
Table 5.4: Two-way Analysis of Variance of the Species Richness and Simpson index and Shannon index. Two-way Redundancy Analysis (with 9999 permutation Monte Carlo test) on species composition, trait composition (CWM), Rao index and functional dispersion (Fdis) for the factors deer density (0; 7.5; 15, 27 and 56 deer/km ²) and vegetation cover type (Forest and Cutover areas) and their interactions.	90
Table 5.5: Community weighted-mean (CWM), Rao and FDis indices at high deer density (HDD) and reduced deer density (RDD). The symbol + means that the index is higher at this deer density, the symbol – means that the index is low and the symbol = that deer density has no impact on the index.	94

Liste des figures

Figure 1.1 : Différents traits fonctionnels (T.f.) influencent une ou plusieurs des composantes de la performance d'un organisme et déterminent sa fitness.	5
Figure 1.2 : Schéma reliant les perturbations environnementales à la structure des communautés et au fonctionnement des écosystèmes (adapté de Lavorel & Garnier, 2002).	6
Figure 1.3 : Facteurs et processus déterminant la composition et la structure des communautés (adapté de Lortie et al., 2004).	8
Figure 1.4 : Le triangle des stratégies C-S-R de Grime (1977). C représente les espèces compétitrices, S, les espèces tolérantes au stress et R, les espèces rudérales.	10
Figure 1.5 : Schéma de la structure des différents chapitres de la thèse. Dans chaque boîte il y a le titre succinct en gras et les questions principales posées en italiques et les dessins des différents taxa utilisés.	22
Figure 2.1: Localisation of Anticosti Island.	28
Figure 2.2: Schema of the experimental design (A) and statistical analyses (B).	29
Figure 2.3: The 54 deer density patterns (pattern number circled) tested to identify indicator species of deer density (0, 7.5, 15 deer/km ² , i.s. = <i>in situ</i> deer density between 27 and 56 deer/km ²) and two vegetation cover types (C = cut-over areas; F = uncut forests). We refer to the different arrangements of deer density among treatments as deer density patterns. (black squares). For plants, ground beetles, moths and songbirds, the patterns were selected among 255 possible patterns, after eliminating those without ecological significance (see methods). Since only cut-over areas were sampled for bees, the 10 following patterns were tested among the 15 possible ones: 1, 3, 5, 7, 10, 11, 15, 16, 23, and 26.	33
Figure 2.4: Single species indicators of deer density patterns among plants, moths, and songbirds (pattern number circled, see Fig. 2.3). The specificity (A), sensitivity (B) and indicator value (IV) are presented. C = cut-over areas; F = uncut forests; i.s. = <i>in situ</i> deer density between 27 and 56 deer/km ² . In black: the deer density pattern to which was associated the indicator species.	35
Figure 2.5: Coverage of single plant species indicators as well as two- and three plant species combinations for the 23 deer density patterns. Coverage represents the percentage of permanent quadrats (10 x 10 m) in which at least one of the final indicators of a particular pattern is present. Valid indicators are those significant at p-value ≤ 0.05, with a specificity (A) value ≥ 0.6 and a sensitivity (B) ≥ 0.25. Refer to Table 2.2 for the number of valid indicators of each pattern and to Fig. 2.3 for the description of deer density patterns.	39
Figure 3.2: The 54 deer density patterns (pattern number circled) tested to identify indicator species of deer density (0, 7.5, 15 deer/km ² , i.s. = <i>in situ</i> deer density between 27 and 56 deer/km ²) and two vegetation cover types (C = cut-over areas; F = uncut forests). We refer to the different arrangements of deer density among treatments as deer density patterns (black squares). For plants, ground beetles, and songbirds, the patterns were selected among 255 possible patterns, after eliminating those without ecological significance (see methods).	54
Fig. 3.3 Partial redundancy analysis showing the response of plant traits to deer density (arrow) and vegetation cover types (black circle = uncut forests; white circle = cut-over areas). Blocks were used as a co-variable. See Table 1 for trait names	56
Figure 3.4: Plant, ground beetle and songbird traits found to be indicators of at least one deer density experimental condition (0, 7.5 or 15 deer/km ² ; IS = <i>in situ</i> deer density, i.e., >27 deer/km ²). Black	

squares indicate significant positive correlations (P	at least one coefficient	biserial corre
(rpb) is indicated for each trait. Traits that only indicate a vegetation cover type (C = cut-over areas; F = uncut forests) are not presented.....		57
Figure 3.5 : Co-inertia analyses comparing the distribution of plant and ground beetle (A) and plant and songbird (B) community trait compositions in the 24 experimental units (three blocks; four densities: 0, 7.5, 15 deer/km ² and <i>in situ</i> (IS) density >27 deer/km ² ; two vegetation cover types: uncut forests and cut-over areas). Arrows link plant and animal trait communities. The arrow tail represents the plant traits and the head the animal traits, while arrow length indicates the strength of the relationship between both matrices. Short arrows indicate a strong relationship, long arrows a weak relationship.		58
Figure 4.1: Localisation of the study area.....		68
Figure 4.2: Principal Response Curves showing the changes through time in the abundance of plant species at different levels of reduced deer density in comparison to <i>in situ</i> deer density expressed as a canonical coefficient on the first redundancy axis. The lines with the same letter are not significantly different according to Tukey's tests. On the right side of the graph, the vertical axis displays the species scores. Only the most abundant taxa are shown.....		74
Figure 4.3: Principal Response Curves showing the succession throughin time of plant species (A) and plant functional traits (B) under different levels of deer densities in comparison to the reference ecosystem expressed as a canonical coefficient on the first redundancy axis. The lines with the same letter are not significantly different according to Tukey's tests. On the right side of the graph, the vertical axis displays the species scores. Only the most abundant taxa are shown.		77
Figure 5.1: General design for the analysis. H' : Shannon index ; E : Simpson index ; CWM : Community weighted mean ; Rao : Rao Index ; FDis : Functional dispersion ; p _i : proportional abundance or percentage of importance of the species i ; S: the total number of species. ; x: trait value. d _{ij} : dissimilarity between species i and j ; z : distance of species j to the centroid of all species of the community ; veg. cover : vegetation cover type ; pRDA: partial redundancy analysis.		86
Figure 5.2: Partial Redundancy Analysis graphics for a) species composition where species with high scores in the pRDA are represented by codes and species with low scores are represented by a cross, b) Community Weighted Mean (CWM; index based on mean of traits), c) Rao index (index based on variance of traits) and d) Functional dispersion (FDis; index based on variance of traits). Circles are centroids for cut-over areas and squares are centroids of uncut forests. The arrows represent deer density (heads of the arrow indicate high deer density). Codes of species are given in the Annexe 1 and codes of traits are given in Table 5.1.		93
Figure 5.3: Schematic examples (not based on real data) of the community weighted-mean and Rao index variation of five traits according to vegetation cover type and deer density. HDD: High deer density; RDD: reduced deer density.		96
Figure 6.1 : Résumé des principaux résultats des différents chapitres de la thèse. Dans chaque boîte, il y a le titre succinct en gras et les principaux résultats en italiques. Les étoiles présentent des perspectives possibles pour des recherches futures et les dessins sur quels taxons il serait intéressant de se pencher.....		99
Figure 6.2 : Végétation présente en coupe aux différentes densités de cerfs de Virginie du dispositif de broutement contrôlé, soit six ans après son installation. On voit à 7,5 et 15 cerfs/km ² une présence accrue d'épinette blanche qui est peu visible à 0 cerf/km ² . À densité <i>in situ</i> on voit une lande forestière à l'avant plan dominée par des graminées et des épinettes blanches de petites tailles et des pessières blanches à l'arrière plan (crédit photo : Étienne Cardinal).		102

Liste des annexes

- Annexe 1.** List of species sampled in the controlled browsing experiment on Anticosti Island. * Indicates common plant species included in statistical analysis. All animal taxa listed were used in analysis. 122
- Annexe 2.** List of valid plant indicators (singletons as well as two- and three species indicators) for each of the 54 deer density patterns. The specificity (A), sensitivity (B) and indicator value (IV) for each indicator are presented 126
- Annexe 3:** Partial redundancy analysis showing the response of ground beetle and songbird traits to deer density (arrow) and vegetation cover types (black circle = uncut forests; white circle = cut-over areas). Blocks were used as a co-variable. See Tables 2 and 3 for trait names 130
- Annexe 4:** Correlation matrix between plant and ground beetle traits. Plant traits are presented in rows and ground beetle traits in columns. Rows in dark and blade gray are, respectively, plant traits associated to reduced and high deer density. See Tables 1 and 2 for code names..... 132

Avant-propos

Ma thèse s'inscrit dans le contexte des recherches de la Chaire de recherche industrielle CRSNG- Produits forestiers Anticosti, qui a pour principal objectif de développer des méthodes d'aménagement forestier et faunique adaptées aux densités élevées de cervidés. Plus précisément, j'ai voulu aborder le lien entre les densités de cerfs et la biodiversité selon deux approches, soit l'approche par espèces et l'approche fonctionnelle. Ma thèse comprend six chapitres incluant une introduction générale et une conclusion rédigées en français et quatre chapitres écrits en anglais sous forme d'articles scientifiques. Je suis l'auteure principale de tous ces articles et j'ai été responsable de la planification du projet, l'acquisition, l'analyse et l'interprétation des données et la rédaction de ces articles. D'autres auteurs ont contribué à cette thèse, incluant ma directrice Monique Poulin (professeure titulaire au département de phytologie de l'Université Laval), ma co-directrice Stéphanie Pellerin (professeure associée de l'Institut de Recherche en Biologie Végétale du Jardin Botanique de Montréal et de l'Université de Montréal) et Steeve D. Côté (professeur titulaire au département de biologie de l'Université Laval) qui sont co-auteurs de tous mes articles pour leur implication dans le financement, la planification de projet, la supervision et la rédaction et la révision des manuscrits.

Le premier article de ma thèse, le chapitre 2, décrit les indicateurs simples et combinés de différentes densités de cerfs chez les plantes, les insectes et les oiseaux en forêt et en coupe et utilise seulement l'approche par espèces. Il s'intitule « *Species indicators of large herbivore density: comparing taxa and testing species combinations* » et est présentement en processus d'évaluation par la revue « *Ecological Indicators* » dans laquelle il a été soumis en février 2013. Ce chapitre a nécessité, en plus des données du doctorat de l'étudiante, des données de terrain de deux autres étudiants à la maîtrise, soient celle d'Étienne Cardinal et de Pierre-Marc Brousseau. Monique Poulin et Stéphanie ont ici participé à chacune des étapes de la production de ce manuscrit et ont aussi été grandement impliquées dans la rédaction de l'introduction et des résultats de ce chapitre. Les co-auteurs Marco Moretti (chercheur au Swiss Federal Research Institute WSL) et Miquel DeCaceres (post-doctorant au Centre Tecnològic Forestal de Catalogne) ont quant à eux participé à la réalisation des analyses statistiques et à la révision du manuscrit. Alors que Steeve Côté a participé à l'élaboration du protocole et à la révision du manuscrit.

Le chapitre 3 qui s'intitule « *Functional Responses of Boreal Forest Communities to Reduction of Deer Population* » compte comme co-auteurs supplémentaires par rapport au précédent chapitre Jean-Pierre Tremblay (professeur agrégé au département de biologie de l'Université Laval) qui a participé à la planification du dispositif de l'expérience et à la révision du manuscrit. De plus, Isabelle Aubin (chercheuse du Great Lake Forestry Centre de Sault-Sainte-Marie) a contribué à la réalisation des analyses statistiques mais aussi à la

documentation des traits fonctionnels des différentes espèces en plus de participer à la révision du manuscrit. Je tiens à souligner que Monique Poulin et Stéphanie Pellerin, en plus de participer à toutes les étapes de ce manuscrit, se sont particulièrement impliquée dans la rédaction du manuscrit. Ce chapitre a été soumis à la revue « *Biodiversity and Conservation* » en juillet 2013.

Le chapitre 4 intitulé : « *Restoration of herbaceous plant communities in logged forests after deer population control* » traite de l'évolution de la végétation des sapinières de l'île d'Anticosti sur une succession de huit ans suite à un traitement de coupe et de diminution de la densité de cerfs de Virginie. Ce chapitre a nécessité la collaboration de Jean-Pierre Tremblay en plus de Monique Poulin, Stéphanie Pellerin et Steeve Côté. Il sera soumis dans la revue « *Canadian Journal of Forest Research* » en août 2013.

Enfin le chapitre 5 se veut une comparaison entre différentes mesures de la diversité en espèces et de la diversité fonctionnelle. Il s'intitule: « *Sensitivity of measures of diversity to vegetation change after disturbance removal.* » Ce chapitre a permis de montrer que l'impact des cerfs de Virginie ne se faisait pas sentir au niveau des mesures de diversité en espèces (ex : Shannon) alors que les mesures de diversité fonctionnelle présentaient une réaction. Pour ce chapitre, Isabelle Aubin et Marco Moretti ont été les collaborateurs supplémentaires. Aucun des co-auteurs n'a commenté en profondeur ce chapitre. Il sera soumis dans une revue d'écologie végétale au cours de l'année 2013.

Rêver trop fort, c'est se donner l'aperçu de la vie sans contraintes (Maurice Aulen, 12/08/11)

- À tous ceux et celles qui m'ont contrainte à rêver trop fort.

On associe souvent le fait de devenir adulte avec la tendance à se caser, s'écraser dans le confort, alors que c'est précisément le contraire : c'est faire éclater les cases, déployer toute son énergie, vivre l'inconfort, la fatigue, le temps qui manque, ne plus attendre de correspondre à une catégorie et se frayer un chemin particulier, incomparable, comme un fou, comme un sage (Nicolas Lévesque)

- À ceux et celles qui m'ont fait devenir adulte...ou presque

Remerciements

Faire de la recherche est un privilège. Un privilège exigeant sur le plan intellectuel, physique et émotionnel, mais un immense privilège tout de même. En plus d'avoir eu le privilège de faire un doctorat en recherche scientifique, j'ai également eu le privilège d'être merveilleusement entourée pour le réaliser. Comme quoi certains sont plus privilégiés que d'autres. Je dois donc une série de remerciements à plusieurs personnes...

Mon premier privilège est d'appartenir à une famille dévouée et un peu déjantée :

- À mes parents, mes sœurs, ma famille qui ont été le phare et l'oasis. Vous avez été aussi droits que l'orme et accueillants comme un feu de cheminée.
- À mon père, Robert, plus spécialement. Balzac a écrit : « Donner toujours, c'est ce qui fait qu'on est père. » Tu es donc un père des plus accomplis car tu m'as fait don d'une grande capacité de perspective, d'argumentation et d'ouverture d'esprit.
- À ma mère, Louise, montagne de compréhension, d'affection, de travail, d'écoute, de pardon, de bonne bouffe, d'encouragement, de tendresse, de mauvaises blagues, de cran, d'imagination, de bonté, de beauté, de charme et d'intelligence. Si cette thèse existe aujourd'hui, c'est grâce à toi.
- À ma sœur, Émilie, la personne qui a la plus grande force intérieure que je connaisse. À l'intérieur de la force de ma sœur, il y a sagesse, respect et liberté. Le jour où j'aurai une force semblable à la sienne, je connaîtrai le paradis et la paix.
- À l'autre sœur, Laurène, celle qui n'est pas une montagne mais celle qui la déplace. J'aurai appris de toi la rigueur, le courage, l'authenticité et l'agencement des vêtements☺.
- Aux autres membres de ma famille si nombreuse, vous êtes le ciment, l'origine des idées et l'amour inconditionnel.

Mon second privilège a été d'être entourée d'une équipe géniale, nombreuse et diversifiée :

- À Monique Poulin, ma directrice, qui a fait preuve d'une grande confiance envers mes capacités, qui a été d'une immense patience, qui a discuté, écouté et conseillé mon chemin. Je pourrais même dire qu'elle a marché le chemin avec moi et que quelques fois c'est elle qui portait tous les bagages.
- À Stéphanie Pellerin, ma co-directrice, pour ses idées, son énergie, sa vivacité d'esprit, son efficacité, sa disponibilité et son aide. J'ai souvent eu envie de dire que j'avais deux directrices plutôt qu'une directrice et une co-directrice et c'est à cause de son engagement envers moi et mon projet.
- À tous mes co-auteurs pour leur collaboration. À Jean-Pierre Tremblay, pour son enthousiasme et son intérêt pour la science, les personnes et la vie. À Steeve Côté, pour faire de la chaire Anticosti un endroit où il est agréable de faire de la science. À Isabelle Aubin, pour sa gentillesse, sa rigueur et son jugement éclairé. À

Marco Moretti, pour toutes les démarches administratives, l'accueil et le soutien dans mes analyses. À Miquel DeCáceres pour son assistance au cours de mes analyses.

- Aux chercheurs, professionnels et résidents d'Anticosti qui m'ont aidée en statistiques et organisation de terrain, Jean Collin, Pierre Legendre, Denis Duteau, Andréanne Tousignant, « maman » Sonia de Bellefeuille, Caroline Hins, Stéphane Daigle, Conrad Cloutier, Claire Boismenu, Gaétan Laprise, Danielle Morin, Joël et Bianca Malouin et autres.

- À tous les étudiant(e)s de la chaire de recherche CRSNG-Produits Forestier Anticosti et du "Love-labo", Joëlle, Maël, Yo, Julie, Janick, François, Émilie, Karine, William, AlexV, Bert, Gaëlle, Alex R, Sab, Mimi, Glen, Amélie la licorne, Karina, Alice, Juju, Ariane et Anouk. Un merci spécial à Étienne Cardinal et Pierre-Marc Brousseau pour avoir partagé leurs données. En votre présence, travailler devient collaborer.

- Aux étudiant(e)s du laboratoire de Monique Poulin : Geneviève, Amélie, Eduardo, Noémie, Laurie, Beranger, Laurent, Jérôme et Audrey. Vous êtes dynamiques et joyeux.

- Aux étudiant(e)s du laboratoire de Stéphanie Pellerin ainsi qu'aux étudiant(e)s membres du GRET. Nos collaborations ont été moins fréquentes mais tout aussi appréciées.

- À mes compagnons de terrain et de laboratoire, Émilie, Aimée, Winna, Sarah, Jean-Bastien, Magaly, Sab, Mimi, Amélie et Sébastien. Vous avez été disponibles, efficaces et d'agréable compagnie.

- À Louis-Philippe Lavoie. Cette thèse n'aurait pas pu s'écrire sans toutes les saisies de données et manipulations que tu as faites. Tu as été un collègue fiable et tu es maintenant un ami.

Je suis aussi privilégiée d'avoir un nombre d'amitiés professionnelles et personnelles qui ont été et sont sources de motivation et de réconfort :

- À Colette, ma mère spirituelle, et André Nuyt qui m'ont donné le goût de la science pour l'être humain.

- À Jarcilène Cortez, Donald Thomas, Nathalie Mandonnet et Benoit Thomas qui m'ont permis de vivre mes premières expériences en recherche.

- À Maurice, il y a des moments angulaires dans une vie, des moments où on se dit qu'il y a eu avant et après. Dans ma vie, il y aura eu avant et après ces croisées de nos chemins aléatoires et organisées où j'ai ri, mangé, voyagé, appris, prié, remercié, aimé... vécu.

- À mes ami(e)s, Sandrine (pour les soupers de sushis et l'amitié sincère), la petite Myriam (pour tes sourires francs), Isabelle, Mona & Tania (pour votre amitié folle malgré l'océan qui nous sépare), Philippe (pour ton intégrité), Marie-Ève, Ge, Amélie, MEG, Maggie et Andy (parce que le temps n'efface rien), Marie-Claude (pour ton ouverture d'esprit, ta franchise, tes petits plats et tout le reste), Alain, Cyril, Pascale, Jé, Romain, Noëlle & Maryline (pour les soupers, pique-niques, rando et tous ces moments souriants), Caroline & Sophie (pour les discussions et m'avoir permis de garder un pied dans l'écologie tropicale), Antoine et Uriel (pour les pauses thé), Danny et Martine Coulombe (pour avoir croisé ma route dans un moment désorientant), Samuel

& Claudie (parce que vous êtes beaux), Valérie et Patrice (parce que vous êtes beaux aussi), Luana & João (pour m'avoir offert un lieu et une activité de ressourcement), Gisèle, Marie-Ève, Perinne, Gaga, Jojo, Isa, Anouk et Ari (pour tous les soupers de filles), Miriam (pour avoir combattu avec moi le syndrome de l'imposteur et pour les années d'amitié qui s'accumulent).. À vous: l'amour est à la portée de tous mais l'amitié est la véritable épreuve du cœur.

Finalement, j'ai eu le privilège d'être appuyée financièrement et logistiquement au cours de ma thèse:

- Au CRSNG, au FQRNT, à Produits Forestiers Anticosti, au Centre d'Études Nordiques, au Centre des Sciences de la Biodiversité du Québec, à l'Institut de recherche en biologie végétal, à l'association des étudiantes et des étudiants de Laval inscrits aux études supérieures, au Great Lake Forestry Centre, à l'Istituto federale di ricerca per la foresta, la neve e il paesaggio WSL de Bellinzona, à Monique Poulin et Stéphanie Pellerin, pour le soutien financier et technique de ce projet.

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Marianne Bachand

Définir l'indéfinissable biodiversité

La biodiversité est un concept largement connu et populaire qui demeure toutefois mal saisi par sa complexité intrinsèque et ses définitions multiples (DeLong Jr., 1996). En 1992, lors du Sommet de la Terre de Rio de Janeiro, la convention internationale sur la diversité biologique est créée. Aujourd'hui, on la nomme également sous le nom de convention sur la biodiversité. Dans l'article 2 du texte de la convention, la biodiversité est définie comme la variabilité des organismes vivants de toute origine y compris les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes (CDB, 1992). Ainsi, le concept intègre un éventail de faits, de valeurs et de revendications. Il permet de créer un lien entre la diversité biologique et son exploitation, sa mise en péril et sa protection. Dans un sens large, le mot « biodiversité » est donc quasi-synonyme de « vie sur terre » (Takacs, 1996). Selon cette définition, la biodiversité est difficilement un objet d'étude, c'est un enjeu biologique, écologique, économique, éthique et culturel pour l'humanité, pour le présent et pour le futur.

Dans un sens plus scientifique, la biodiversité désigne, dans un espace donné, l'ensemble de la diversité des espèces et des communautés d'espèces qui y vivent et leurs interrelations. Cet ensemble est considéré comme une entité, car elle conditionne la continuation et l'adaptation des espèces. C'est aussi une entité fonctionnelle, car elle régule les processus indispensables à la vie comme les grands cycles de l'eau et des nutriments, le climat, etc. (Faith, 2007). Cette définition est toutefois encore trop large pour permettre des études scientifiques précises. Le problème de la définition scientifique de la biodiversité est qu'il est très difficile d'exclure quelque chose d'un concept qui pourrait si facilement inclure tout ce qu'il y a de biologique. En effet, la biologie présente de la variabilité sur chaque niveau de complexité, qu'il s'agisse d'entités comme les individus (la majorité des individus d'une même espèce ont des génotypes différents), les espèces (aucune communauté d'espèces n'est complètement identique) ou les processus biologiques. Chaque niveau de complexité étant variable, il est donc une composante de la biodiversité. En réalité, le terme biodiversité employé seul commence progressivement à s'effacer du langage des sciences du vivant. On parle alors plutôt de composantes de la biodiversité comme par exemple, de diversité biologique lorsque l'on veut évoquer l'éventail des modes de vie d'un ou de plusieurs organismes, de diversité taxonomique ou diversité compositionnelle lorsque l'on veut débattre de la diversification des espèces, de diversité génétique lorsque l'on évoque la variabilité intraspécifique, etc. Avec le temps, plusieurs scientifiques ont également défini d'autres composantes de la biodiversité : la diversité comportementale (Stone et al., 1994), la diversité taxinomique (Bisby et al., 1995), la diversité fonctionnelle (Garnier et al., 2004), la diversité phylogénique (Faith, 1992), etc. Finalement, le terme biodiversité d'un point de vue scientifique est généralement restreint à une ou quelques composantes dans le but de regrouper les

différentes modalités de la diversification.

Mesurer la biodiversité : à multiples composantes, multiples mesures

Noss (1990) a décrit la biodiversité selon une approche hiérarchique basée sur la composition, la structure et les fonctions selon différentes échelles. La composition est un inventaire des organismes telles que leur production en biomasse, leur abondance ou encore la présence d'espèces menacées ou les proportions relatives de différents habitats. La structure est l'organisation des composantes de la biodiversité et les relations entre elles. Ces composantes prennent en compte les données structurelles sur la population (sexe, rapport, la variabilité morphologique, etc), l'habitat (pente, la densité du feuillage, etc) et le paysage (connectivité, la fragmentation, la taille des parcelles, etc.) Le troisième niveau de Noss, les fonctions, sont l'ensemble des processus écologiques, tels que les processus démographiques ou la dynamique des populations et la génétique. Devant ce nombre imposant de définitions et de composantes, le choix des éléments de la biodiversité à quantifier au cours d'une étude devient ardu. En écologie, deux composantes de la biodiversité sont utilisées de façon récurrente : la diversité taxonomique (ou compositionnelle) et la diversité fonctionnelle.

La diversité taxonomique

L'étude de la composante taxonomique de la biodiversité consiste grossièrement à identifier chaque espèce et à quantifier leur nombre et leur abondance dans un milieu donné ou encore le long de gradients environnementaux (climat, altitude, perturbation, etc.). Plusieurs mesures et indices, faisant appel à la taxonomie et/ou la répartition des espèces, ont été développés pour quantifier la diversité taxonomique (ex : richesse spécifique, indice de Shannon, indice de Simpson, etc ; Hurlbert, 1971; Peet, 1974). Whittaker (1960) a scindé la diversité taxonomique en trois constituantes : alpha, bêta et gamma. La diversité alpha correspond au nombre d'espèces qui vivent dans un même site et leur abondance respective. La diversité bêta représente le coefficient de changement dans la composition des espèces le long de gradients environnementaux et la diversité gamma est une mesure de la diversité taxonomique à l'échelle du paysage. Cette dernière est le nombre d'espèces dans une région géographique composée d'une pluralité d'habitats. La diversité alpha et la diversité bêta contribuent toutes les deux à la diversité gamma. Prenons trois régions, la première peut avoir une diversité alpha élevée pour chaque site, mais si les sites sont similaires entre eux en composition d'espèces, la diversité bêta sera faible et la diversité gamma moyenne. La seconde région peut avoir une diversité alpha faible pour chacun de ses sites, mais si les espèces sont différentes à chacun des sites, la diversité bêta et la diversité gamma de cette région seront plus élevées pour la première région. Finalement, une troisième région avec des diversités alpha et

bêta élevées sera celle avec la diversité gamma la plus élevée parmi les trois régions. Les études au niveau taxonomique sont primordiales à l'échelle locale pour, entre autres, identifier les espèces favorisées ou à risque de disparaître face à une perturbation. Toutefois, il arrive que les mesures taxonomiques reflètent difficilement la variabilité naturelle des communautés selon les zones géographiques à plus grande échelle, et aboutissent à une trop grande réduction de l'information écologique (Keddy, 1992). En effet, les milieux se distinguent selon leur faune et flore et ces différences taxonomiques augmentent avec l'échelle spatiale (MacArthur & Wilson, 1967). Il peut alors être difficile d'identifier le mécanisme responsable de la réaction de la diversité face à une perturbation à grande échelle. Par ailleurs, les mesures de diversité spécifique génèrent rarement une variabilité de réponses concordantes en rapport avec la variation des perturbations à décrire (Nagendra, 2002). Ils ne permettent pas d'établir un diagnostic précis sur l'origine de la dégradation du milieu, et discriminent rarement dans leur évaluation, l'impact des perturbations de celui des fluctuations naturelles (temporelles et/ou spatiales) sur la composition des communautés (Hooper et al., 2002). Ainsi, la diversité spécifique bien que fort utile n'apparaît pas suffisante ni pour comprendre les mécanismes écologiques en jeu, ni pour prédire l'évolution des systèmes écologiques face aux perturbations futures possibles (Aubin et al., 2009), ce qui rend difficile les tentatives de généralisation de la réaction de la biodiversité à une perturbation fondées sur la taxonomie (Keddy, 1992).

La diversité fonctionnelle

Une approche fonctionnelle de la biodiversité est de plus en plus utilisée depuis les 20 dernières années pour tenter de pallier à ces limites (e.g. Keddy, 1992 ; Garnier et al., 2004 ; Aubin et al., 2009). Cette approche suppose qu'une espèce peut être caractérisée par un ensemble de traits, dits traits fonctionnels, qui reflète son fonctionnement dans un milieu donné plutôt que sa taxonomie (Lavorel et al., 1997). Un trait fonctionnel est une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique ayant un impact sur la performance d'une espèce dans un milieu donné et indirectement sur sa fitness via ses effets sur la croissance, la reproduction et la survie des individus ou des populations (Fig. 1.1 ; Violle et al., 2007). Une fois l'ensemble des espèces exprimé sous forme de traits, il est possible de définir des classifications pour tenter de simplifier la diversité du vivant et extraire des règles générales sur le fonctionnement des écosystèmes (Lavorel et al., 1997).

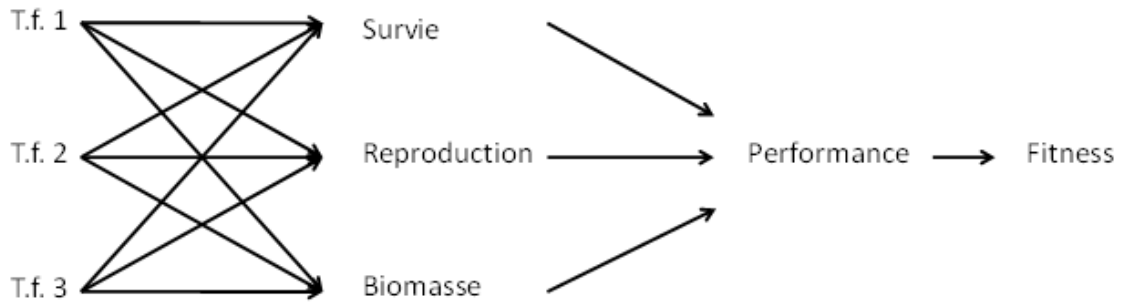


Figure 1.1 : Différents traits fonctionnels (T.f.) influencent une ou plusieurs des composantes de la performance d'un organisme et déterminent sa fitness.

Les traits peuvent être des indicateurs de la réaction des espèces aux variations de l'environnement (traits de réponse ; Fig. 1.2). Par exemple, il a été montré qu'un trait particulier de la végétation, la surface spécifique foliaire (SLA), peut être un proxy efficace de la réaction des communautés de plantes à un gradient de fertilité (Grime et al., 1997; Wright et al., 2004). Les espèces avec des SLA élevées se retrouvent dans des habitats fertiles et possèdent des tissus foliaires peu denses, un taux de photosynthèse élevé, une forte vitesse de croissance et une forte teneur en azote foliaire. Ces plantes sont appelées « dépensières » (Reich et al., 1999). À l'opposé du gradient, les plantes occupant des habitats peu fertiles sont caractérisées par une faible SLA, des tissus denses, un taux de photosynthèse bas, une croissance lente et une forte capacité à conserver les nutriments à long terme. Ces espèces sont des « économes ». D'autres traits, comme par exemple la hauteur des plantes et l'étalement latéral du feuillage seraient des traits de la réaction des plantes à la compétition notamment pour la lumière (e.g. Reader, 1998; Navas & Moreau-Richard, 2005; Violle et al., 2006).

Les traits peuvent aussi être les médiateurs de leurs effets sur les propriétés et le fonctionnement des écosystèmes (traits d'effet ; Fig. 1.2). Les traits à l'échelle de la communauté peuvent être agrégés. On calcule alors la moyenne des traits (Community Weighted-Mean en anglais) pondérée par la biomasse/abondance de chacune des espèces de la communauté (Garnier et al., 2004). Ce calcul découle de l'hypothèse « masseratio » voulant que les traits des espèces dominantes d'une communauté puissent être utilisés pour prédire l'effet de la communauté sur l'écosystème (Fig. 1.2; Grime, 1998). Les traits pondérés ainsi calculés déterminent les propriétés fonctionnelles de la communauté (Violle et al., 2007). Par exemple, plusieurs études ont montré le lien entre la SLA moyenne d'une communauté végétale et la productivité de l'écosystème (e.g. Reich et al., 1992; Vile et al., 2006). De la même manière, la teneur en matière sèche des feuilles a un impact direct sur la décomposition des litières (Cornelissen et al., 1999).

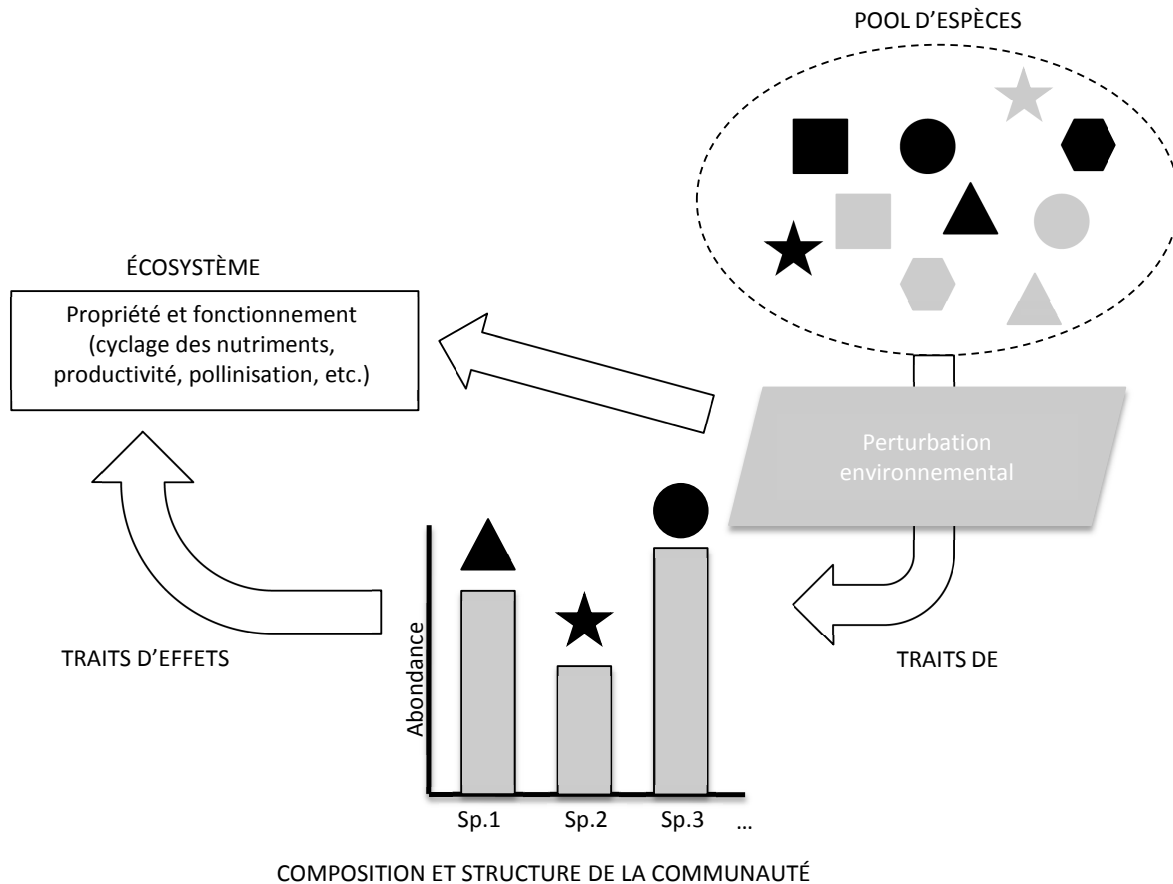


Figure 1.2 : Schéma reliant les perturbations environnementales à la structure des communautés et au fonctionnement des écosystèmes (adapté de Lavorel & Garnier, 2002).

La variance des traits est aussi un élément important de la diversité fonctionnelle des communautés. Par exemple, Pavoine et Dolédec (2005) ont proposé de mesurer la variance fonctionnelle des traits simples avec l'indice de Rao (1982). Il s'agit du pendant fonctionnel de l'indice de Simpson. Il représente la probabilité que deux individus tirés au hasard dans la communauté possèdent des traits différents. Une perturbation environnementale pourrait préserver la moyenne pondérée d'un trait, mais diminuer la redondance ou bien la variance de celui-ci. Face à une nouvelle perturbation, la possibilité de réaction des communautés pourrait être réduite affectant ainsi la capacité de résistance et de résilience d'un écosystème face à une nouvelle perturbation (Laliberté et al., 2010).

Les perturbations environnementales « filtrent » les espèces avec des traits distinctifs

Les perturbations environnementales agissent comme un filtre sur les traits du pool d'espèces d'une communauté (Fig. 1.2). En fonction de l'échelle où s'appliquent les variations environnementales, on peut

distinguer trois niveaux de filtres permettant d'identifier les différents mécanismes impliqués dans la réaction de la biodiversité à une perturbation ou un gradient environnemental (Lortie et al., 2004; Fig. 1.3). Imaginons un pool d'espèces pouvant s'établir dans un milieu donné. Le premier filtre est le filtre biogéographique. Agissant sur de grands territoires planète, continents, biomes, etc.), il détermine l'évolution des communautés à des échelles régionales, créant ainsi des pools globaux d'espèces. Les mécanismes déterminant ce filtre sont liés à la capacité des espèces à se disséminer sur de grandes distances. Par exemple, les espèces caractérisées par des petites graines qui ont des adaptations à la dispersion par le vent peuvent parcourir de grandes distances pour s'établir dans différents milieux. Selon ce filtre, des espèces différentes taxonomiquement, mais avec les mêmes besoins écologiques, occupent des milieux analogues dans des lieux géographiques différents (Keddy, 1992). Le second filtre est le filtre abiotique (Fig. 1.3) qui se rapporte aux caractéristiques physico-chimiques de l'environnement local d'une communauté d'organismes. Il peut s'agir, par exemple, de la température locale qui influe sur la disponibilité de l'eau, ou encore du niveau d'ensoleillement qui peut moduler la photosynthèse chez les plantes. Dans notre exemple (Fig. 1.3), seules les espèces noires peuvent traverser ce type de filtre abiotique. Les perturbations anthropiques, comme par exemple les changements climatiques, peuvent modifier les caractéristiques physico-chimiques d'un milieu et ainsi influencer sur le type d'espèces qui passeront à travers ce filtre. Le dernier filtre est le filtre biotique et correspond aux interactions entre les différents organismes composant la communauté. Il comprend les interactions entre les plantes (compétition/facilitation) ainsi que les interactions plantes-organismes (prédation, parasitisme, pollinisation, etc.). Le filtre biotique illustré dans notre exemple ne laisse passer que les polygones. Les interactions biotiques peuvent modifier les conditions abiotiques d'un milieu et il existe donc des interactions entre le filtre biotique et le filtre abiotique. Le filtre biotique, comme le filtre abiotique, peut aussi être affecté par des perturbations.

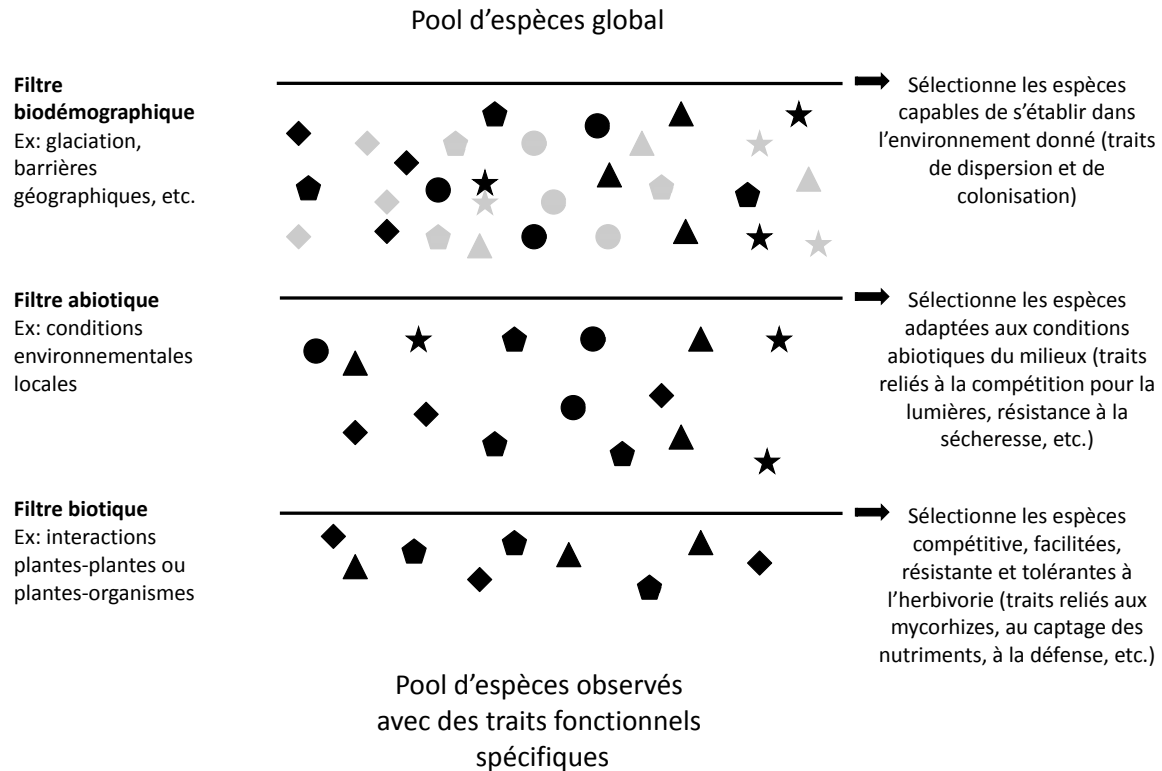


Figure 1.3 : Facteurs et processus déterminant la composition et la structure des communautés (adapté de Lortie et al., 2004).

Les stratégies adaptatives

Les espèces « filtrées » possèdent donc des traits similaires. Assez logiquement, on peut penser qu'une modification spécifique des combinaisons de traits des communautés faunistiques ou floristiques dans les écosystèmes perturbés, en fonction de la nature et de l'intensité de la perturbation, permettrait de définir un certain nombre de stratégies adaptatives face à la perturbation donnée. Identifier ces stratégies adaptatives pourrait permettre d'envisager un diagnostic écologique des écosystèmes fortement perturbés (Lawton, 1999). On peut en effet regrouper les espèces avec des traits similaires sous formes de groupes fonctionnels en fonction de leur réponse et/ou effet vis-à-vis d'un facteur de l'environnement, c'est à dire sur la base de stratégies adaptatives (Lavorel et al., 1997). Voici des exemples de classifications des stratégies adaptatives face à différents filtres environnementaux ou perturbations.

Les stratégies r et K

Une des classifications de stratégies les plus utilisées, aussi bien pour les animaux que les végétaux, sépare les espèces investissant dans la reproduction, avec de faibles taux de survie et une forte régénération ou reproduction (Stratégie r) des espèces investissant dans la biomasse, avec des taux de reproduction plus faibles mais des taux de survie plus élevés (Stratégie K; MacArthur & Levins, 1967). Ces stratégies peuvent

aussi définir l'aptitude compétitrice ou colonisatrice d'une espèce (Tilman, 1985). Cette distinction entre stratégie r et K semble corrélée à la longévité des individus, souvent plus importante pour les espèces K. La longévité peut aussi être reliée à d'autres stratégies adaptatives. Les espèces à faible longévité ont souvent une stratégie d'exploitation maximale des ressources sur un court laps de temps alors que les espèces à grande longévité sont souvent présentes dans des milieux contraignants ou peu productifs et adoptent des stratégies de conservation des ressources (Taylor et al., 1990).

Les stratégies C-S-R

Une autre classification importante des stratégies en écologie est le triangle C-S-R de Grime (1977). Le triangle C-S-R distingue trois forces régissant les mécanismes de structuration des communautés : la compétition, la perturbation et le stress (Fig. 1.4). Celles-ci poussées à leur extrême mènent à trois stratégies. Les espèces compétitrices (C) qui ont comme traits, entre autres, une forte stature, des feuilles souvent mésomorphiques, des ramifications latérales importantes des systèmes aérien et racinaire, une croissance rapide, une faible longévité des feuilles, un taux de reproduction faible, des fleurs souvent produites après les périodes de productivité maximale et des bonnes capacités d'acquisition des ressources. Cette stratégie prévaut dans les milieux productifs. Les espèces tolérantes au stress (S) ont généralement une faible stature, de petites feuilles sempervirentes, une croissance lente, une grande longévité des feuilles et un taux de reproduction faible. Cette stratégie domine dans les milieux physiquement contraints (stress hydrique, froid intense, etc.). Finalement, les espèces rudérales (R) ont aussi une faible stature mais des feuilles aux formes variables, une croissance rapide, une faible longévité des feuilles et une forte allocation à la reproduction par les graines, souvent de façon annuelle. La production des fleurs se fait souvent à la fin d'une période temporairement favorable. Elles sont dominantes dans les milieux perturbés (ex : récurrence des feux, forte pression par les herbivores, etc.).

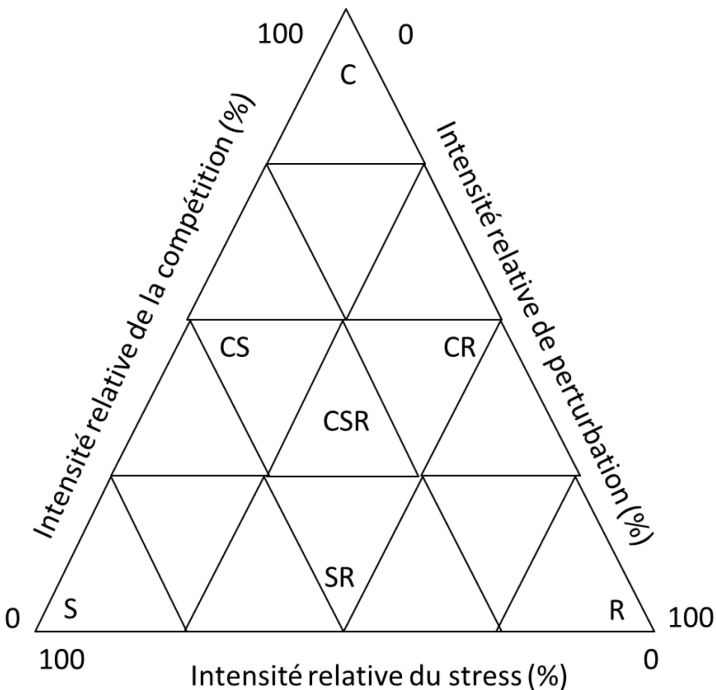


Figure 1.4 : Le triangle des stratégies C-S-R de Grime (1977). C représente les espèces compétitrices, S, les espèces tolérantes au stress et R, les espèces rudérales.

Les stratégies de Tilman

Tilman (1985) dans son hypothèse de la « ressource-ratio » décrit de son côté l'espèce la plus compétitrice, contrairement à Grime (1977), comme étant l'espèce pouvant abaisser le plus fortement la ressource limitative de son milieu, tout en tolérant le mieux ces bas niveaux de ressources dans un milieu pauvre. Dans les sites expérimentaux de Tilman, la ressource limitative des milieux peu productifs est l'azote, ce qui fait que la compétition pour les ressources du sol y est forte (Tilman & Wedin, 1991). Les plantes caractérisées par une faible valeur du rapport entre la biomasse aérienne et la biomasse racinaire ont une bonne capacité compétitrice pour les ressources du sol et sont ainsi favorisées. Dans les milieux riches ou productifs, la ressource limitative est la lumière. Les plantes compétitrices sont alors caractérisées par des croissances rapides, des fortes statures et de fortes hauteurs. Les espèces qui auront le meilleur succès seront donc les plantes capables de diminuer fortement la lumière incidente et tolérer leurs effets induits.

Ainsi, l'avantage compétitif chez Grime est dû à une meilleure capacité d'absorption des ressources par la plante alors que chez Tilman la plante avantagée est celle qui a un le plus faible besoin de la ressource limitative. Une espèce compétitrice selon Grime a la capacité de concourir pour différentes ressources alors que selon Tilman, l'espèce compétitive sera celle qui peut faire un compromis entre ses capacités à concourir pour différentes ressources. De plus, l'espèce compétitive de Grime l'est dans un sens absolu alors que chez Tilman, elle l'est selon les conditions de l'environnement. La compétition est moins intense

dans les habitats improductifs chez Grime alors que la compétition dans les habitats improductifs peut être tout aussi intense que dans des habitats productifs chez Tilman (Tilman, 1988; Grace, 1991; Grime, 2001). Jabot & Pottier (2012) tentent de réconcilier les deux définitions de la stratégie de compétition en montrant que les prédictions contradictoires de Grime et Tilman s'expliquent par les différences de régimes de perturbation considérés dans leur recherche respective. Les prédictions de Tilman s'appliquent aux habitats naturels faiblement perturbés alors que les prédictions de Grime s'appliquent à des habitats perturbés (Jabot & Pottier, 2012).

Les stratégies de Westoby

De son côté, Westoby (1998) a proposé un schéma de stratégies chez les plantes selon trois axes (modèle LHS pour leaf-height-seed). Les axes sont la surface spécifique foliaire (SLA; un trait foliaire), la hauteur des plantes (un trait morphologique) et la masse des graines (un trait de régénération). Si on compare le modèle de Westoby à celui du triangle de Grime, l'axe C-S du triangle de Grime reflète la réactivité des espèces à croître rapidement selon un gradient de ressources. Dans le modèle de Westoby, la SLA reflète le même type de variation; une espèce avec une haute SLA étant compétitive dans les milieux fertiles et productifs et inversement. L'axe R dans le triangle de Grime représente les plantes capables de supporter des perturbations. Pour Westoby, la hauteur de la plante exprime sa capacité de croissance entre les perturbations et la masse des graines, la capacité de coloniser le milieu à la suite d'une perturbation.

Les perturbations anthropiques et les modifications de la biodiversité

Une perturbation est un événement discret ou majeur qui endommage ou dérange la structure et/ou la fonction des communautés et qui produit parfois une perte d'organismes au sein des écosystèmes touchés (White & Jentsch, 2001). Les écosystèmes sont confrontés à une grande variété de perturbations naturelles: incendies, tempêtes, ouragans, cyclones, tornades, insectes ravageurs, herbivores, verglas, érosions, etc. Ajoutons à ces régimes de perturbations naturelles, les perturbations d'origine anthropiques comme les changements climatiques, l'urbanisation, la déforestation et la fragmentation (e.g. Fahrig, 2003; de Chazal & Rounsevell, 2009). Comprendre les effets des perturbations sur la diversité taxonomique des écosystèmes perturbés mais également sur leur diversité fonctionnelle est essentiel pour développer des stratégies d'interventions opportunistes et polyvalentes permettant de préserver l'intégrité écologique et la stabilité des écosystèmes.

Les perturbations et la stabilité des écosystèmes : notions d'équilibre, de résistance et de résilience

Est considéré comme stable un écosystème capable de résister à une perturbation et de retourner à un état d'équilibre de référence après perturbation. On peut définir l'équilibre d'un écosystème comme un état dans lequel, en l'absence de modifications de l'environnement, les propriétés de l'écosystème restent identiques au

cours du temps. Le régime des perturbations d'un écosystème est caractérisé par la fréquence (nombre de perturbations par unité de temps), l'intensité (énergie dégagée par une perturbation par unité de surface et de temps), la sévérité (effet d'une perturbation sur les organismes) et l'étendue (surface perturbée) des perturbations (Turner, 2010). Toutefois, lorsque le régime des perturbations est amplifié, par exemple lorsque plusieurs perturbations surviennent dans un court laps de temps, l'écosystème peut être poussé hors de ses marges de variabilité naturelle et même vers des états d'équilibres alternatifs (Scheffer & Carpenter, 2003). Ces états alternatifs peuvent être irréversibles, avec une composition en espèces et des fonctions différentes de l'écosystème initial (Scheffer & Carpenter, 2003). Ceci peut avoir comme conséquence que le nouvel écosystème n'a plus la même résistance et résilience face aux futures perturbations.

La stabilité des écosystèmes face à différentes perturbations dépend de la résilience, de la résistance, de la robustesse, de la persistance et de la variabilité des écosystèmes (Pimm, 1984; Donohue et al., 2013). Résistance et résilience sont souvent considérées comme les deux composantes fondamentales de la stabilité des écosystèmes (Loreau & Behara, 1999; Carpenter et al., 2001). La résistance est la capacité d'un écosystème à contrecarrer une perturbation et est une mesure de la sensibilité d'un écosystème aux modifications de son environnement (Walker et al., 2004). Un système est considéré résistant à une perturbation donnée lorsque cette dernière n'entraîne que des changements non significatifs au sein de sa composition (Sutherland, 1990). La résilience est la capacité d'un écosystème à retrouver un fonctionnement et un développement normal après avoir subi une perturbation importante (Walker et al., 2004). Par exemple, un écosystème forestier résilient aura la capacité de se reconstituer à la suite d'un incendie à partir de la banque de graines du sol, des propagules apportées par l'air, l'eau ou les animaux, etc. La résilience d'un écosystème sera influencée par les processus démographiques, les interactions biotiques ainsi que par les conditions environnementales (Walker et al., 2004). La résilience des écosystèmes dépend aussi de la variabilité et de la redondance fonctionnelle des communautés en place (c'est-à-dire comment les espèces similaires répondent différemment à une perturbation et quel est le nombre d'espèce contribuant de la même façon, c'est-à-dire avec les mêmes traits à une fonction de l'écosystème ; Laliberté et al., 2010).

La restauration pour pallier aux effets des perturbations

Lorsque l'écosystème subit de fortes perturbations et qu'il bascule vers un autre état d'équilibre, la restauration devient un moyen pour rétablir l'écosystème. La restauration écologique a été définie par la Society of Ecological Restoration (SER, 2004) comme le processus d'assister la réhabilitation d'un écosystème ayant été dégradé, endommagé ou détruit. Cette restauration peut être effectuée de façon passive, en éliminant la source de dégradation et en laissant la succession naturelle suivre son cours. Elle peut aussi être faite de façon active, en manipulant les conditions environnementales présentes. Aujourd'hui,

une approche adaptative de la restauration est davantage préconisée puisque les écosystèmes sont des entités dynamiques qui évoluent dans le temps et l'espace (Choi, 2007). L'approche adaptative consiste en l'évaluation systématique du succès des méthodes de restauration, de leur adaptation et de la réévaluation constante des buts selon l'évolution de l'écosystème restauré. La restauration vise donc à ramener l'écosystème altéré dans une trajectoire appropriée comparable à un écosystème de référence.

Le choix d'un écosystème de référence adéquat constitue une étape déterminante de la restauration écologique. C'est à partir de cette référence que les buts seront définis et que le succès de la restauration écologique sera ensuite évalué (Erhenfeld, 2001). Ce choix implique une connaissance approfondi du fonctionnement de l'écosystème désiré (espèces, interactions, historiques de perturbations, conditions physico-chimiques, etc. ; White & Walker, 1997). Le choix de l'écosystème de référence peut être réalisé sur une base historique en identifiant la communauté présente avant la perturbation. Plusieurs sources d'information peuvent être alors utilisées : témoignages, spécimens d'herbier, relevés de végétation, photographies, etc. L'écosystème de référence peut aussi être déterminé sur une base de proximité physique en ciblant une communauté naturelle située proche de la zone perturbée. Les écosystèmes sont des entités dynamiques et évolutives ce qui rend le choix de l'écosystème de référence ardu. La végétation d'un inventaire fait avant la perturbation est fixe et ne subit pas les modifications du climat et autres que subit l'écosystème restauré. La détermination d'un écosystème de référence doit donc être faite de manière flexible et l'évaluation du succès de la restauration doit se faire selon différentes approches (Choi, 2004). Par exemple, la restauration peut favoriser une approche compositionnelle, visant un retour rapide des assemblages d'espèces ou alors encore une approche fonctionnelle, visant le retour des fonctions de l'écosystème selon les objectifs établis de la restauration (King & Hobbs, 2005). Le choix de l'approche permet d'établir adéquatement les variables ou les indices qui seront utilisés pour évaluer le succès de la restauration (SER, 2004). Le suivi de ces variables permet ensuite de positionner l'écosystème restauré par rapport à l'écosystème perturbé et l'écosystème de référence. De manière générale, les variables appartiennent à deux catégories: les cibles spécifiques (espèces clés, richesse spécifique, communautés particulières, etc.) et les cibles écosystémiques (structure de végétation, fonctions écologiques, etc.; Hobbs & Norton, 1996; Giardina et al., 2007).

Les grands herbivores : une perturbation anthropique de la biodiversité

Une perturbation de la biodiversité qui connaît présentement un accroissement dans plusieurs écosystèmes du monde est la surabondance des populations des grands herbivores cervidés (Côté et al., 2004). Plusieurs facteurs liés aux composantes de l'habitat des herbivores et à des activités anthropiques ont participé à l'importante augmentation de plusieurs populations. Ces dernières autrefois régulées par les grands

prédateurs comme le loup (*Canis lupus*) et le cougar (*Felis concolor*) ont profité de la réduction, voire de la disparition de ceux-ci (McCullough, 1997; Crête et al., 2001). Dans le même ordre d'idée, la diminution de la pression de chasse et l'adoption de réglementations de chasse plus conservatrices ont permis de réduire la mortalité des herbivores, contribuant ainsi à augmenter la taille de leurs populations (Côté et al., 2004). Les perturbations naturelles, comme les feux et les chablis, ainsi que les perturbations anthropiques, comme l'agriculture et l'aménagement forestier permettent d'accroître les ressources alimentaires des herbivores, augmentant ainsi la capacité de support de leur habitat (e.g. Tremblay et al., 2005; Royo et al., 2010). Finalement, des conditions météorologiques moins rigoureuses en hiver amènent une augmentation de la survie chez les cervidés, ce qui pourrait aussi contribuer à la croissance des populations et au maintien de densités élevées d'herbivores (Loison & Langvatn, 1998).

Le broutement par les cervidés à hautes densités entraîne des impacts directs sur les espèces végétales à l'échelle des individus et de la composition des communautés végétales. Indirectement, les communautés animales associées à la végétation broutées et les processus de l'écosystème (ex : cyclage des nutriments, pollinisation, etc.) sont aussi touchés. Les hautes densités de cervidés peuvent donc avoir un impact sur différentes composantes de la biodiversité (Côté et al., 2004).

Les grands herbivores et les plantes

Dans le cas des plantes, les grands herbivores peuvent directement affecter la croissance, la survie et la reproduction des individus (Mathisen et al., 2010). Ils peuvent par exemple limiter le potentiel de reproduction des plantes en détruisant leurs structures reproductrices, leurs surfaces photosynthétiques ou leurs organes de réserve. Ils peuvent aussi entraîner la mort de l'individu si les pertes de biomasse sont trop importantes (McNaughton, 1983). Une plante peut réagir de différentes façons à la pression exercée par un herbivore. Les plantes résistantes au broutement ont développé des mécanismes de défenses morphologiques ou chimiques pour éviter le broutement par les herbivores, alors que les plantes tolérantes au broutement peuvent subir des dommages sans que leur survie, leur croissance et leur reproduction n'en soient affectées (Strauss & Agrawal, 1999; Hester et al., 2006). Les plantes résistantes peuvent développer des mécanismes de défense physique comme des aiguilles, des épines ou des tissus calcifiés (Hanley et al., 2007). Pour une même espèce, la variabilité phénotypique peut permettre à la plante de répondre à la présence d'un herbivore. Takada et al., (2001) ont montré que les arbustes *Damnacanthus indicus* dans des sites avec des cerfs Sika (*Cervus nippon*) ont des épines plus denses et plus épaisses que les arbustes croissant dans les sites sans cerf. Une plante résistante peut aussi se défendre chimiquement contre l'herbivore en produisant des composés secondaires comprenant les terpènes, les alcaloïdes et les phénols qui réduisent la digestibilité de la plante (Aber & Melillo, 2001). Des études en Colombie-

Britannique sur *Thuja plicata* ont montré que les arbres de cette espèce poussant dans des endroits sans cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus*) avaient une concentration moindre en terpènes que les individus poussant dans des endroits fréquentés par les cerfs (Vourc'h et al., 2001). Les plantes tolérantes, elles, arrivent à compenser les pertes occasionnées par l'herbivore en augmentant l'allocation des produits de sa photosynthèse à la croissance des feuilles et de la plante en général (Caldwell et al., 1981), en augmentant son taux de photosynthèse (Parsons & Penning, 1988) ou en augmentant l'absorption des nutriments par ses racines (Jarmillo & Delting, 1988). Certaines plantes soumises à des degrés modérés de pression par les herbivores peuvent même surcompenser les pertes de biomasse, c'est-à-dire produire plus de biomasse que lorsqu'elles ne sont pas broutées (McNaughton, 1983 ; Agrawal, 2000). Elles peuvent aussi retarder certaines étapes de leur phénologie, comme la production de fleurs ou de fruits (Tiffin, 2000).

Les grands herbivores et les communautés végétales

Par leur broutement intensif des plantes individuelles, les grands herbivores à hautes densités bouleversent le filtre abiotique régissant la structure des communautés végétales de l'écosystème. En effet, cette perturbation altère les relations compétitives interspécifiques plantes-plantes (Fig. 1.3 ; Côté et al., 2004). Ces modifications peuvent ultimement compromettre la régénération naturelle de certains écosystèmes (Tremblay et al., 2007; Gill & Morgan, 2010). Dans certains cas, l'herbivore favorise une plus grande diversité au sein des communautés végétales lorsqu'il consomme les espèces dominantes laissant l'opportunité à d'autres espèces de s'installer (Schütz et al., 2003). Selon l'hypothèse de la perturbation intermédiaire, la diversité en espèces des plantes, en termes de nombre de plantes, est maximisée par une densité d'herbivores intermédiaire (e.g. Connell, 1978; McNaughton, 1979). Toutefois en situation de densités élevées, l'herbivore peut être dommageable pour la diversité si les plantes résistantes au broutement deviennent prépondérantes. En effet, selon l'hypothèse du stress, la diversité en espèces diminue avec l'augmentation d'une perturbation (Gray, 1989). Par exemple, le broutement par le cerf de Virginie dans des forêts de l'Est des États-Unis a été associé au passage de communautés végétales de sous-étages dominées par des buissons et des plantes à fleurs à des communautés peu diversifiées dominées presque uniquement par des graminées et des ptéridophytes, espèces répondant bien au broutement (Horsley & Marquis, 1983).

Les grands herbivores et les communautés animales

Les cervidés modifient principalement la végétation arbustive et les strates basses de la végétation par la pression directe du broutement, modifiant ainsi indirectement la structure de l'habitat et les ressources alimentaires de plusieurs espèces animales. Ces effets induisent des cascades trophiques dans les écosystèmes, affectant plusieurs communautés animales, comme certains invertébrés (Allombert et al., 2005a ; Brousseau et al., 2013), les oiseaux chanteurs (e.g. McShea & Rappole, 1997; Cardinal et al., 2012a, b) ou encore les petits mammifères (Flowerdew & Ellwood, 2001).

Plus précisément, les invertébrés herbivores, comme les lépidoptères, fortement associés à la végétation, subissent généralement un impact négatif des hautes densités de cervidés (e.g. Kruess & Tschamtkke, 2002). Brousseau et al., (2013) ont montré que l'abondance des espèces de lépidoptères rares était plus élevée à faibles densités qu'à hautes densités de cerfs de Virginie dans une sapinière de l'Est du Canada. Les pollinisateurs, comme les abeilles, dont les ressources sont disponibles pour le temps de la floraison, sont moins fortement associés à la végétation que les invertébrés herbivores et l'impact des cervidés peut être moindre sur eux. Vásquez & Simberloff (2003) ont montré que le broutement modifiait les relations de dominance de certains pollinisateurs fortement associés à une plante abondante en absence de broutement. Finalement, chez les invertébrés prédateurs dont les carabidés, des études en milieu forestier révèlent que ceux-ci sont de manière générale plus abondants et présentent une richesse spécifique plus importante à haute densité de cervidés (Suominen et al., 2003; Melis et al., 2007). La diminution du taux d'humidité et l'augmentation de la luminosité causées par la simplification de la structure végétale à haute densité d'herbivores expliqueraient l'abondance et la richesse plus élevées (Melis et al., 2007). D'autres études n'ont toutefois pas trouvé cette relation (Allombert et al., 2005a; Brousseau et al., 2013).

Bien que certaines prédateurs d'oiseaux et d'œufs d'oiseaux par les cerfs de Virginie aient été observées (Pietz & Granfors, 2000), l'impact des cervidés sur les oiseaux chanteurs est surtout indirect. La diversité spécifique des oiseaux dépend de la structure verticale de la végétation et de la densité de celle-ci dans l'habitat (Mills et al., 1991). Comme les cervidés simplifient la structure de la végétation, les communautés d'oiseaux chanteurs peuvent être particulièrement sensibles à une variation de leur densité (Fuller, 2001). Les oiseaux dépendants de la végétation herbacée ou arbustive pour la quête alimentaire et la nidification sont les espèces plus à même de ressentir l'effet du broutement des strates basses de la végétation aux hautes densités de cervidés (Allombert et al., 2005b; McShea & Rappole, 1992).

Les grands herbivores et les fonctions des écosystèmes

Les cervidés sont de plus en plus considérés comme des agents perturbateurs des écosystèmes, car ils peuvent affecter les propriétés de ceux-ci à long terme (Hobbs 1996, 2006). En effet, le broutement des cervidés peut non seulement altérer les communautés végétales et animales, mais aussi le cycle des nutriments, le cycle de l'eau, la pédogénèse, les transferts d'énergie et ultimement les patrons de succession et la résilience des écosystèmes (McInnes et al., 1992; Côté et al., 2004), menant même à des écosystèmes alternatifs stables (Tremblay, 2005; Barrette et al., données non publiées). Par exemple, le broutement intensif par les cerfs peut modifier le cycle des nutriments en diminuant la qualité de la litière qui tombe au sol, ralentissant ainsi le taux de minéralisation de l'azote. La production primaire nette des plantes est ensuite

diminuée par le manque d'azote assimilable (Pastor et al., 1993; Hobbs, 1996). De plus, des populations importantes d'herbivores ont un impact sur les cycles de nutriments par un apport important via l'urine, les fèces et les carcasses d'animaux (Hobbs, 2006). Frank et al., (1994) ont mesuré les additions d'azote à des prairies lors du passage de bisons et de caribous. Celles-ci représentaient en moyenne 27% de l'azote minéralisé total. De plus, les propriétés du sol des régions tempérées nordiques sont altérées quand le piétinement des ongulés brise la croûte biotique du sol qui abrite les cyanobactéries, les champignons et les lichens et la transforme en croûte minérale. Ceci augmente la densité des couches de surface par le compactage des pores du sol, l'infiltration de l'eau devient alors plus difficile (Hobbs, 2006). Les effets directs et indirects des cervidés sur les écosystèmes peuvent aussi modifier les patrons de succession et d'emmener les écosystèmes vers des régimes d'équilibres alternatifs et d'en miner la résilience (Tremblay, 2005). Récemment, des populations de cervidés ont été identifiées comme un facteur dominant de la conversion de forêts décidues mixtes en monoculture de cerisier tardif (*Prunus serotina*; Horsley et al., 2003). L'absence de régénération a aussi été rapportée dans les cédrières (*Thuja occidentalis* et *Thuja plicata*) broutées par des cervidés (Martin & Baltzinger, 2002).

Un laboratoire à ciel ouvert : la biodiversité de l'île d'Anticosti et sa population de cerfs de Virginie

L'île d'Anticosti a une superficie de 7 943 km² et est située dans le Golfe du Saint-Laurent à environ 35 km de la côte continentale nord et à environ 72 km de la côte sud de la province de Québec au Canada. Le climat est de type maritime avec des étés frais et des hivers plutôt doux. Port-Menier est le seul village de l'île avec une population avoisinant les 250 habitants. Le paysage de l'île d'Anticosti est caractérisé par une mosaïque de peuplements de conifères et de tourbières. Les forêts de l'île d'Anticosti appartiennent à la zone boréale et font partie du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'est du Québec (Grandtner, 1966; Grondin et al., 2007). Elle est principalement composée de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et d'épinettes blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) (Huot, 1982). Les espèces décidues comme le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) et le peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.) sont distribuées de manière irrégulière sur l'île (Saucier et al., 2009).

En 1896, 220 cerfs de Virginie ont été introduits sur l'île d'Anticosti dans le but d'en faire un paradis de la chasse. Aucun prédateur naturel n'étant présent sur l'île, la population a rapidement augmenté pour atteindre aujourd'hui une densité moyenne de plus de 20 cerfs/km² (Potvin & Breton, 2005). Plusieurs espèces végétales décidues telles que l'érable à épis (*Acer spicatum* Lam.), le noisetier à long bec (*Corylus cornuta* Marsh.) et le cornouiller stolonifère (*Cornus stolonifera* L.) ont pratiquement disparu de l'île dû à la pression de broutement par le cerf. Le sapin représente 72% du régime alimentaire du cerf en hiver (Lefort, 2002) et le

broutement intensif de cette espèce par le cerf nuit à la régénération des sapinières. En effet, la moitié de la surface des sapinières présentes sur l'île a laissé place à des pessières blanches et des landes forestières (Potvin et al., 2003 ; Barrette et al., données non publiées). De plus, d'autres espèces de plantes autrefois abondantes sur l'île, telles que l'épilobe (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub.), le framboisier (*Rubus idaeus* L.) et la clintonie boréale (*Clintonia borealis* (Aiton) Raf.) (Potvin et al., 2003), ont vu leur occurrence diminuer au profit de plantes telle que le chardon (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) (Viera, 2003; Tremblay et al., 2006).

L'île d'Anticosti est donc un laboratoire naturel à grande échelle pour comprendre l'impact d'un grand herbivore sur différentes composantes de la biodiversité. Le broutement par les cerfs a profondément modifié les communautés végétales de l'île (Potvin et al., 2003; Tremblay et al., 2005). Il a aussi entraîné une rétroaction négative sur certaines composantes biodémographiques des cerfs eux-mêmes (Simard et al., 2008), mais également un effet indirect sur certains groupes d'invertébrés (Brousseau et al., 2013) et d'oiseaux (Cardinal et al., 2012a, b). La rareté des arbustes producteurs de petits fruits serait même à l'origine de la disparition de l'ours noir (*Ursus americanus*) sur l'île (Côté, 2005). Tremblay (2005) considère le cerf de Virginie sur l'île d'Anticosti comme un agent de contrôle diffus des forêts, susceptible d'en miner la résilience et éventuellement de les entraîner dans des voies de succession alternatives. Barrette et al., (données non publiées) argumentent aussi que les sapinières de l'île d'Anticosti sont amenées sous pression par le cerf vers des états alternatifs stables qui sont la pessière blanche (écosystème dominé par des épinettes blanches) et la lande forestière (écosystème dominé par des graminées et des épinettes blanches de petite taille).

Un plan d'aménagement a été mis en place à l'île d'Anticosti pour restaurer et maintenir la composition de la sapinière à bouleau blanc, afin de fournir une ressource alimentaire et un abri hivernal pour le cerf (Lefort, 2002). Ce plan d'aménagement consiste à construire des enclos de gestion après une coupe pour ensuite diminuer la population de cerfs avec l'attribution de permis de chasse à l'intérieur de ces enclos (Beaupré et al., 2004, 2005). Après 8,5 ans de diminution et d'exclusion du broutement du cerf, aucune différence n'a été observée dans la richesse spécifique des plantes comparativement aux endroits non protégés (Casabon & Pothier, 2008). Par contre, sept espèces de plantes, dont le bouleau à papier, l'épilobe et le sapin baumier, étaient significativement plus abondantes dans les enclos et deux l'étaient dont les zones broutées à l'extérieur des enclos soient le chardon et les violettes (*Viola* sp.). Finalement, en étudiant le retour des plantes à différentes densités de cerfs (0, 7,5, 15 cerfs/km² et densité *in situ*) dans des sapinières matures et des milieux de coupe, Tremblay et al., (2006) ont trouvé une augmentation exponentielle de la biomasse de plusieurs espèces de plantes, comme l'épilobe, le framboisier et le sapin, en fonction de la réduction de la densité de cerf à partir de 15 cerfs/km².

Objectifs et organisation de la thèse

Cette thèse de doctorat se veut un pas de plus vers la compréhension de l'influence des grands herbivores sur la biodiversité des ressources forestière (Fig. 1.5). Elle vise à savoir si les sapinières sont résilientes aux fortes pressions des grands herbivores ongulés. Dans le premier volet de la thèse, je chercherai à établir des indicateurs efficaces des densités de cerfs de Virginie sur l'île d'Anticosti en utilisant seulement l'approche taxonomique décrite plus haut. Ensuite, je tenterai de savoir si le contrôle de la perturbation par le cerf permet un retour des composantes taxonomiques et fonctionnelles d'une sapinière sur l'île en utilisant tour à tour l'approche taxonomique et fonctionnelle de la biodiversité.

L'ensemble des sections a été réalisé à partir des données récoltées dans un dispositif de broutement contrôlé. Ce dispositif, instauré sur l'île en 2001, compte quatre densités de cerfs (0, 7,5, 15 cerfs/km² et *in situ*) autant en coupe qu'en forêt résiduelle (le tout répliqué en trois blocs) situés entre 4 et 71 km les uns des autres. Les différentes densités de cerfs sont obtenues à l'aide d'enclos de différentes tailles (10, 20 et 40 hectares). Pour obtenir la densité de 0 cerf/km², les cerfs présents dans les enclos de 10 hectares après leur installation étaient abattus. Pour obtenir les densités de 7,5 et 15 cerfs/km², trois cerfs étaient capturés à chaque printemps et introduits munis de colliers émetteurs dans les enclos de 20 et 40 hectares. Ces cerfs étaient abattus à chaque automne. Les densités *in situ* correspondaient aux densités mesurées à l'aide de transect de fèces dans des zones non clôturées de 10 hectares. Des inventaires de végétation ont été faits dans le dispositif en 2002, 2003, 2004, 2007 et 2009, alors que les différents animaux (carabidés, abeilles, papillons et oiseaux chanteurs) ont été inventoriés en 2007 et 2008

Hypothèses et prédictions

La composition des communautés de plantes, d'insectes et d'oiseaux dans un milieu subissant la pression des herbivores ongulés dépend de la densité d'herbivores.

Il est connu que les cerfs de Virginie modifient la composition en espèces des communautés végétales en broutant leurs espèces préférées, favorisant ainsi les espèces résistantes et tolérantes au broutement. Ces changements de communautés végétales se font aussi ressentir chez les espèces animales fortement associées à celles-ci. En effet, les papillons adultes sont très mobiles et peu spécifiques des plantes, à l'opposé les chenilles ont une alimentation très spécifique. Les abeilles, de leur côté, sont mobiles et ne dépendent pas d'espèces végétales en particulier, sauf en période de floraison pour leur quête de pollen et de nectar. Les carabidés, majoritairement carnivores et moins mobiles, sont peu associés à la végétation mais possède néanmoins une spécificité écologique élevée pour leur habitat. Les oiseaux quant à eux sont capables de grande dispersion pour éviter l'effet direct du cerf. Il est plausible que les différentes espèces

présentent dans l'habitat du cerf puissent servir d'indicateur de leur densité. Les taxa subissant directement l'impact du cerf (ex : les plantes) ou fortement associés à la végétation ex : devraient fournir plusieurs bons indicateurs de la densité de cerfs. De plus, les combinaisons d'espèces de plantes fournissent aussi des indicateurs de la densité de cerfs.

La réduction de la densité de grands herbivores modifie les traits des communautés végétales et animales.

Les densités d'herbivores agissent comme un filtre environnemental sur certains traits de réponse de la végétation (ex : présence de défense physique). Ces modifications des traits de la végétation engendreront des effets sur les traits des communautés animales qui sont associées à cette végétation. Il est donc possible d'identifier l'ensemble des traits (syndrome) des communautés (plantes, carabidés et oiseaux) présentes à hautes densités de cerfs ainsi qu'à densités réduites, ce qui permettrait de trouver les stratégies adaptatives des communautés à différentes densités de cerfs. Les effets de la réduction de la densité de cerfs devrait se faire sentir de façon plus marquée selon la mobilité des taxons (plantes>carabidés>oiseaux). Je prédis que les plantes trouvées à haute densité de cerfs seront caractérisées par un feuillage étalé, une reproduction végétative, des dispersions biotiques et des défenses physiques, etc. Les carabidés, eux, seront des espèces associées à des habitats ouverts alors que les oiseaux chanteurs seront des espèces généralistes associées aux vieilles forêts de conifères. Aux densités réduites de cerfs, la végétation sera caractérisée par des plantes pérennes au feuillage dressé et tolérante à l'ombre. Les carabidés seront des espèces de milieux clos et évoluant sur des substrats de mousses alors que les oiseaux chanteurs seront des espèces associées aux strates arbustives. Je prédis finalement que la force des relations fonctionnelles entre les plantes et les animaux soit moindre aux densités élevées de cerfs, la végétation à ces conditions devant présenter des traits impliquant peu d'interactions biotiques

Contrôler les densités de cerfs permet le retour des composantes taxonomiques et fonctionnelles d'une végétation de sapinière

Un écosystème ayant subi une perturbation possède un potentiel de résilience. J'émetts l'hypothèse que le contrôle de la densité d'herbivores à l'île d'Anticosti combinant coupe et chasse permet la résilience des sapinières et empêche l'établissement d'écosystèmes alternatifs. Je prédis que sur un horizon de quelques années, les sites à l'île d'Anticosti où il y a coupe clôturée et contrôle de la densité devraient avoir une composition en espèces végétales similaire à la composition en espèces d'une sapinière de référence, elle aussi en cours de succession après coupe. Si le retour de la composition en espèces est incomplet ou impossible, je prédis que les traits fonctionnels retrouvés dans les communautés végétales après contrôle de la densité de cerfs correspondent aux traits de la végétation d'une sapinière de référence.

Les changements de la végétation occasionnés par une réduction de cerfs peuvent être détectés par différents indices de diversité

Selon la théorie de la perturbation intermédiaire, la diversité devrait être maximale à un niveau intermédiaire de perturbation. Il est donc possible de penser que différents indices de diversité spécifique (ex : Richesse spécifique) seront maximaux à une densité intermédiaire de cerfs. On peut également supposer que la composition en espèces sera différente selon la densité de cerfs, ceux-ci broutant leurs espèces favorites et modifiant ainsi les relations interspécifiques des communautés végétales. La densité de cerfs devrait également modifier la moyenne des traits des communautés de plantes en agissant comme un filtre environnemental. De plus, je prévois que la variance de certains traits diminue à haute densité de cerfs. Une faible variance est généralement associée à une capacité d'adaptation réduite face aux changements de l'environnement. Le fait de réduire la densité de cerfs devrait favoriser le retour d'une plus grande variance des traits et éventuellement la résilience de l'écosystème.

SECTION I: L'APPROCHE SPÉCIFIQUE

Chapitre 2

Trouver des indicateurs de la densité

Quel taxa?

Espèces seules ou en combinaisons ?



SECTION II: L'APPROCHE FONCTIONNELLE

Chapitre 3

Syndromes et relations fonctionnels

Traits des communautés selon la densité?

Liens entre les communautés selon la densité?



SECTION III: COMBINER L'APPROCHE SPÉCIFIQUE ET FONCTIONNELLE

Chapitre 4

Restaurer la sapinière après la surabondance

Retour de la composition en espèces?

Retour des traits fonctionnels?



Chapitre 5

Indices de diversité

Diversité spécifique (Richesse, Shannon, etc.)?

Diversité fonctionnelle (CWM, Rao, Fdis)?



Figure 1.5 : Schéma de la structure des différents chapitres de la thèse. Dans chaque boîte il y a le titre succinct en gras et les questions principales posées en italiques et les dessins des différents taxa utilisés.

CHAPITRE 2:

SPECIES INDICATORS OF LARGE HERBIVORE DENSITY: COMPARING TAXA AND TESTING SPECIES COMBINATIONS

MARIANNE BACHAND, MONIQUE POULIN, STÉPHANIE PELLERIN, MARCO MORETTI, MIQUEL DE
CÁCERES & STEEVE D. CÔTÉ

Copie de l'article « Bachand, M., Poulin, M., Pellerin, S., Moretti, M., DeCáceres, M., & Côté, S.D. 2013.
Species indicators of large herbivore density: comparing taxa and testing species combinations. Article
soumis à la revue *Ecological Indicators* en février 2013.

Résumé

Les espèces indicatrices ont servi à estimer les densités de grands herbivores, cependant les études comparatives pour définir les taxa à utiliser restent rares. En outre, les combinaisons d'espèces peuvent constituer des outils plus intégrateurs que les espèces indicatrices individuelles, mais des études de cas sont nécessaires pour tester leur efficacité. Nous avons utilisé l'Analyse des Espèces Indicatrices, qui détermine statistiquement l'association d'espèces à un ou plusieurs types de sites, afin d'obtenir des indicateurs de densité de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) avec cinq groupes taxonomiques : les plantes, les carabidés, les abeilles, les papillons et les oiseaux chanteurs. Pour évaluer comment les combinaisons d'espèces pourraient compléter l'utilisation d'espèces indicatrices individuelles, nous avons eu recours aux plantes comme taxon modèle et avons examiné la présence conjointe de deux ou trois espèces de plantes. Notre étude repose sur un dispositif de broutement contrôlé suivi pendant six ans sur l'île d'Anticosti (QC). Trois niveaux de densité de cerfs (0, 7,5 et 15 cerfs/km²) ont été reproduits en trois blocs complets et comparés à des densités *in situ* de l'ordre de 27 à 56 cerfs/km² sous deux types de couvert végétal (forêts non coupées et coupe). Nous avons désigné sous le nom de patrons de densités de cerfs les différentes combinaisons de densités sous les deux couverts de végétation. Nous avons testé 54 patrons de densités de cerfs pour chaque taxon (à l'exception des abeilles, échantillonnées uniquement en coupe, pour lesquelles nous avons testé 10 patrons) ainsi que pour les combinaisons d'espèces végétales. Parmi les 262 espèces recensées, 12 plantes, 11 papillons et un oiseau se sont révélés être des indicateurs de 12 différents patrons de densité de cerfs. Six patrons ont été dévoilés par les plantes, six par des papillons dont un identifié également par un oiseau. Les papillons indicateurs justifiaient l'effort d'échantillonnage supplémentaire, car les patrons qu'ils ont indiqués étaient différents et plus précis que ceux des plantes indicatrices. Les combinaisons d'espèces végétales complètent efficacement les espèces indicatrices individuelles pour détecter davantage de patrons de densité de cerfs. En fait, bien que les espèces individuelles soient hautement prédictives, 17 patrons supplémentaires ont été identifiés exclusivement avec des combinaisons de deux et trois espèces. Nos résultats démontrent donc que les plantes et les papillons sont complémentaires pour identifier les patrons de densité de cerfs, et que l'utilisation de combinaisons d'espèces dans un taxon particulier augmente notre capacité à détecter les densités d'herbivores.

Abstract

Indicator species have been used to estimate large herbivore densities, but comparative studies for defining optimal taxa remain scarce. Furthermore, species combinations may constitute more integrative tools than single species indicators, but case studies are needed to test their efficiency. We used Indicator Species Analysis, which statistically determines the association of species to one or several site types, to obtain indicators of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) density using five taxonomic groups: plants, ground beetles, bees, moths and songbirds. To test how species combinations could complement single indicator species, we used plants as a model taxon and examined the joint occurrence of two or three plant species. Our study relies on experimental controlled browsing enclosures established for six years on Anticosti Island (QC). Three levels of deer density (i.e. 0, 7.5 and 15 deer/km²) were replicated in three complete blocks and compared to natural densities in the range of 27 to 56 deer/km² in two vegetation cover types (uncut forests and cut-over areas). We refer to the different arrangements of deer density among treatments as deer density patterns. We tested 54 patterns for all taxa with the exception of ten patterns for bees, sampled only in cut-over areas as well as for plant species combinations. Among the 262 species sampled, 12 plants, 11 moths and one songbird were found to be single species indicators of 12 different deer density patterns. Six patterns were revealed by plants and six different ones by moths, of which one pattern was also identified by a songbird species. Moths were thus worth the extra sampling effort, especially since the patterns they indicated were different and more precise than indicator plant species. Plant species combinations efficiently complemented plant singletons for detecting deer density patterns. In fact, although singletons were highly predictive, 17 additional patterns were identified exclusively with two- and three-species combinations. Our findings show that plants and moths are complementary for identifying deer density patterns, and that within a particular taxon, computing species combinations increases our capacity to detect herbivore densities.

Introduction

Overabundant populations of large herbivores represent a threat to ecosystem integrity since they may overexploit their habitat to the point of compromising plant regeneration and the maintenance of associated fauna (Côté et al., 2004). Under certain conditions, large herbivore populations can be controlled by hunting to meet specific management goals (Conover, 2001; Lebel et al., 2012), that may include reducing ungulate-human conflict (Gill, 1992) or maintaining biological diversity (Gauthier et al., 2008). To manage large herbivore populations efficiently, reliable estimates of their density are required (Morellet et al., 2007). Most indicators of herbivore density rely on direct or indirect information on the animal population itself; based on a kilometric index (Maillard et al., 2001), pellet counts (Marques et al., 2001), harvest data or aerial counts (Pettorelli et al., 2007). These indices are either more adapted to regional management than site-level monitoring, or time consuming, expensive, and subject to observer error (Smart et al., 2004). Despite their high potential, only a few indicators have been developed with other components of the ecosystem, for example, the browsing index (Morellet et al., 2001), the quality habitat index (Morellet et al., 2007), or indicator species (Anderson, 1994; Balgooyen & Waller, 1995).

Identification of indicator species is a promising approach for estimating herbivore densities since it has been applied successfully to related issues in applied ecology such as evaluating ecological integrity of ecosystems (Brooks et al., 1998; Laroche et al., 2012) or estimating ecosystem responses to disturbances like fire (Moretti et al., 2010). From a management point of view, indicator species must be easy to identify and measure, sensitive to disturbances, respond to disturbances in a predictable manner, and have a narrow and constant environmental niche (Dale & Beyeler, 2001; Carignan & Villard, 2002; Reza & Abdullah, 2011). Most studies adopting the indicator species approach have focused on a single species or taxonomic group (e.g., Laroche et al., 2012) even though it has been established that considering multiple taxonomic groups is likely to capture the complex responses of an ecosystem to disturbances or management practices more precisely (Carignan & Villard, 2002; Sattler et al., 2010; Reza & Abdullah, 2011). While multi-taxa surveys may be costly, the choice of the appropriate taxonomic group or species to monitor must be based on sound comparative studies, which remain surprisingly scarce in the literature (Kotze & Samways, 1999).

Indicator Species Analysis (ISA) is being applied increasingly in population management (e.g., Rainio & Niemelä, 2003; Pöyry et al., 2005). Recently, methods for this type of analysis have been improved in two complementary ways. First, indicator species can now be determined for groups of sites (DeCáceres et al., 2010), an approach more adapted to an experimental design with multiple treatments. In the context of estimating herbivore population density, this allows a given species to serve as an indicator of more than one level of density. Second, DeCáceres et al., (2012) recently developed a method that considers species

combinations, and demonstrated that the *joint* occurrences of two or more species can have a higher predictive value than data on two species evaluated independently but not strongly correlated. These methodological innovations have improved the application of indicator species analysis, but case studies that test the benefits of applying them together are still lacking (i.e., multi-taxa and species-combination approaches). Consequently, the objectives of this study are (a) to assess the added informational value of simultaneously including plants, insects and songbirds as potential indicator species for determining white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) densities and (b) to verify, using plants as a model taxon, whether species combinations can be more efficient indicators of deer density than single species. Due to their low mobility, plants generally have site-specific requirements (soil, topography, etc.) and are more subject to pressure from herbivores than other guilds. For this reason, we hypothesize that plant species will provide more and better indicators of deer density than insects and birds. Further, we believe that bees and moths are potential indicators since they are taxa strongly associated with plants due to habitat or dietary requirements. Finally, species combinations should complement the single species approach for detecting single deer densities or different arrangements of deer densities, which we refer to as deer density patterns.

Material and methods

Study area

Our study was carried out on Anticosti Island (7 943 km²) in the Gulf of St. Lawrence (Québec, Canada; 49° 28' N; 63° 00' W Fig. 2.1). Climate is maritime and characterized by cool summers and long but relatively mild winters (for more details on climate see Beguin et al., 2009). In 1896-97, approximately 220 white-tailed deer were introduced on this island, where there were neither predators nor other large ungulates (located ca. 70 km north of the north-eastern natural limit of the species' distribution range). The deer population increased dramatically, reached a peak about 30 years after its establishment and then gradually stabilized at the current level (>20 deer/km²), with fluctuations related to winter severity (Potvin & Breton, 2005).

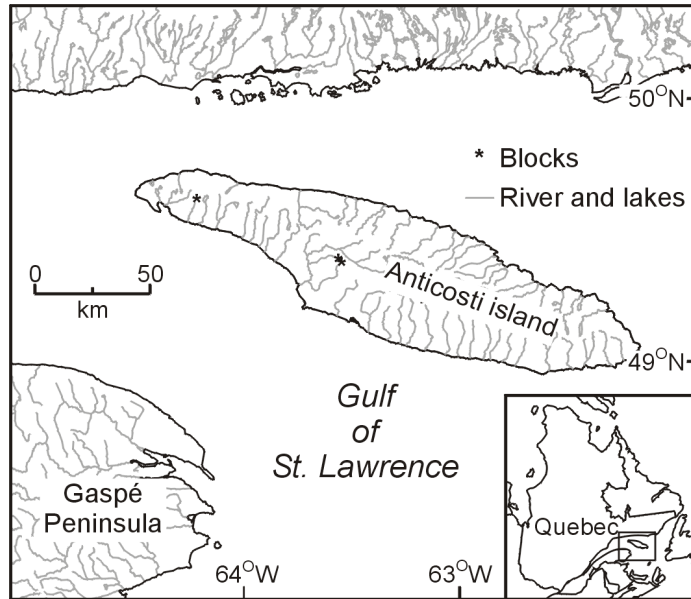


Figure 2.1: Localisation of Anticosti Island.

The forests of Anticosti belong to the boreal zone. They are naturally dominated by *Abies balsamea*, *Picea glauca* and *P. mariana*, while deciduous tree species (*Betula papyrifera*, *Populus tremuloides*, *P. balsamifera*) occur sporadically. Despite the short history of deer herbivory on the island, the impacts of deer browsing on the physiognomy, composition and dynamics of forest ecosystems have been extensive (Potvin et al., 2003; Tremblay et al., 2006). For instance, the half surface covered by *A. balsamea* stands, a key habitat for winter survival of deer, has been or will be replaced by white spruce (*P. glauca*) stands or white spruce parklands (Potvin et al., 2003; Barrette et al., unpublished data). Furthermore, the shrub layer has been almost entirely eliminated and the most palatable ubiquitous woody plant species such as *Acer spicatum*, *Cornus sericea* subsp. *sericea*, *Corylus cornuta*, and *Taxus canadensis*, have almost been extirpated (Pimlott, 1963; Potvin et al., 2003). A recent study also showed that the community composition of bees and moths, two groups of insects strongly associated with vegetation, has been modified by deer overabundance, while the abundance and community composition of ground beetles, which do not have direct relations with plants, do not vary with deer density (Brousseau et al., 2013). Deer over-browsing on the island has also changed the community composition of songbirds and reduced the occurrence of species dependent on the understory (Cardinal et al., 2012a, b).

Experimental Design

Our study benefited from the infrastructure of a long-term experiment that was initiated in 2001 and designed to investigate the impact of reducing deer density on the reproduction and growth of plants in two vegetation cover types: uncut forests and cut-over areas (Fig. 2.2A). Cut-over areas were included in the design because this forest management technique has been commonly used on Anticosti as a catalyst to stimulate the

regeneration of *Abies balsamea* stands (Beaupré et al., 2005). The experiment used a split plot design with three replicates (blocks) located 4 to 71 km apart. Each block was composed of four main plots, i.e. three large enclosures with distinct deer densities (0, 7.5, 15 deer/km²) and the control situation outside the fence (*in situ* density ranging between 27 and 56 deer/km²). Each plot was divided into two subplots characterized by distinct vegetation cover type (uncut forests and cut-over areas), for a total of eight treatments per main plot. The subplots of uncut forests and cut-over areas were staked out in all blocks simultaneously, in the summer of 2001. Both types of vegetation cover were characterized by >70% *A. balsamea* canopy cover before cutting. Then all trees >9 cm in diameter at breast height had been removed over ~70% of the area of each plot. The average forest patch size was 5.9 ± 8.2 ha. Deer density was controlled by relocating three white-tailed deer (mainly yearlings) per enclosure each spring and culling them in late autumn. Deer stocking began in 2002 and was repeated annually until 2009. The *in situ* deer densities were monitored in unfenced sites located near the enclosures using distance sampling of summer pellet groups on permanent transects cleared of feces each spring (Tremblay et al., 2006).

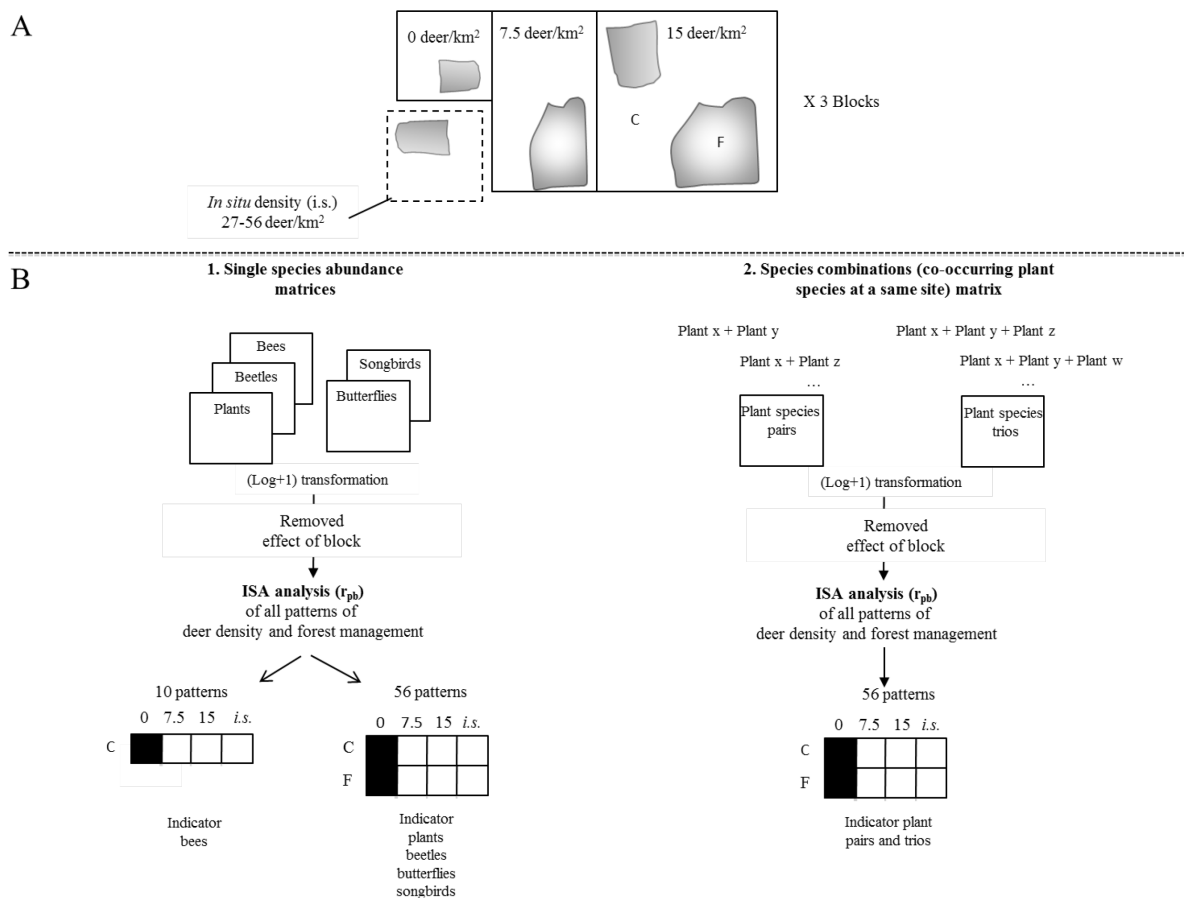


Figure 2.2: Schema of the experimental design (A) and statistical analyses (B).

Sampling procedures

Five taxonomic groups belonging to different guilds, with distinct habitat requirements and mobility, were selected as model groups: plants (producers, sessile and influenced by edaphic conditions), ground beetles (Carabidae: epigeic predators with weak association with vegetation; low dispersal ability), bees (Apidae: nectar- and pollinophagous, highly associated with plants, high dispersal ability), moths (Lepidoptera: phytophagous, highly associated with plants, high dispersal ability, mainly nocturnal), and songbirds (feeding and nesting on different vegetation layers and on the ground, highly associated with plant structure, high dispersal ability). All taxa were surveyed six years after establishment of the experiment. All scientific names followed the Integrated Information Taxonomic System (ITIS, 2013), except for *Syngrapha viridisigma* (Grote), *Macaria marmorata* (Ferguson), *Sphaeroderus nitidicollis nitidicollis* Guerin-Meneville and *Lasioglossum quebecensis* Crawford.

Plants were sampled in 20 permanent quadrats (10 × 10 m) randomly positioned in 2001 in both vegetation cover types (uncut forests and cut-over areas) in each of the 12 main plots (n = 480 quadrats). Data from three quadrats of the *in situ* density in uncut forests were not used, due to a large windfall that disturbed them (n = 477). The remaining quadrats were subdivided into 100 subquadrats of 1 × 1 m, two of which were selected randomly for surveys. In each subquadrat, the horizontal cover of each vascular plant species was estimated according to 12 classes (<1, 1–5, 10 classes up to 95, 95–100%). Cover of trees and shrubs smaller than 2.5 m was included in the survey, while taller individuals were not surveyed because they were inaccessible to deer and because they were unadapted to the subquadrat size.

Ground dwelling beetles were sampled by Brousseau et al., (2013) using Luminoc® traps (Jobin & Coulombe, 1992) as pitfall traps to attract a large diversity and abundance of beetles (Hébert et al., 2000). In each of the 12 main plots, two pitfall traps were installed in each vegetation cover type (uncut forests and cut-over areas) and filled with 40% ethyl alcohol as a preservative and installed in each vegetation cover type (n = 48 traps). Traps were placed at least 100 m away from fences, and, whenever possible (i.e., when a forest patch was large enough), at least 50 m from forest edges. The distance between traps was at least 50 m, far enough to ensure traps were independent from each other. Traps were operated for five periods of 9-11 days between June 15 and August 15, 2007 (i.e., the main activity period for ground dwelling insects in the region). At the end of each pitfall trapping period, traps were raised and placed on a post at three meters above the ground to sample moths for five periods of 3-4 days. Traps were set to collect moths when three consecutive non-rainy days were forecast. Adult bees (apidae) were sampled using one Malaise trap (Gressitt & Gressitt, 1962) per main plot. Traps were installed only in cut-over areas (n = 12 traps), where bees were expected to be active; they usually avoid closed forests. Traps were located 100 m from fences and at least 50 m from forest edges

and were in constant operation during the same period as the Luminoc® traps. A solution of 40% ethyl alcohol was used as a preservative because samples were collected at intervals of about 14 days. We defined the abundance of the different insect taxa as the number of individuals found in the trap within the sampling period. A reference collection of the three insect groups is available at the Laurentian Forestry Centre in Quebec City.

The relative abundance of songbirds was surveyed by Cardinal (2012b) in 2007 using count points during the nesting period (Bibby et al., 2000). In each main plot, two count points with a 30 m radius were centered on randomly selected uncut forests, and three count points separated by at least 100 m were located randomly in cut-over areas ($n = 60$ count points). More count points were located in cut-over areas since they represented 70% of each main plot on the experimental site, whereas uncut forests represented 30%. A 50 m buffer zone was maintained along fence or forest edges to avoid edge effects. Individual songbirds were counted for each species seen or heard over a period of 20 minutes. Each count point was visited six times from June 5 to 30, 2007 between 4:30 and 10:00 am, always under favorable weather conditions, i.e., without rain or strong winds. For each count point, we defined the abundance of songbird species as the highest count of individuals of a given species among all visits at that station during the sampling season, a reliable proxy for true abundance (Toms et al., 2006).

Statistical analyses

Five independent Indicator Species Analyses (ISA) were carried out to identify individual plant, ground beetle, bees, butterfly, and songbird indicators of deer density treatments. For this purpose, five species matrices were created using the abundance data of the different taxa, i.e., percentage cover for plants and number of individuals for insects and songbirds (Fig. 2.2B). Rare species were removed from the database. For plants, this correspondsto the species surveyed in less than 5% of the quadrats. Rare insect species were those captured less than 4 times and rare bird species were those surveyed in less than 5% of the point counts. Logarithmic transformation was performed on all matrices to reduce the influence of extreme values (Legendre & Legendre, 1998). ISA was carried out on each matrix to identify individual species associated with each selected combination of treatments, using the function 'multipatt' of the 'indicspecies' package in R (DeCáceres & Legendre, 2009; DeCáceres et al., 2010). For plants, ground beetles, moths, and songbirds, eight treatments were tested (i.e., four classes of deer density * two vegetation cover types), resulting in 255 ($= 2^8 - 1$) possible treatment patterns (i.e., treatment combinations). We restricted analysis to the 54 treatment patterns that could be interpreted ecologically, using the restcomb argument in the multipatt function (Fig. 2.3). For example, we avoided patterns with a density of 0 and 15 deer/km², as they would not be interpretable. In the case of bees, only four treatments were tested, i.e. four classes of deer density in cut-over areas. Among

the 15 ($= 2^4 - 1$) possible treatment patterns, ten were deemed to be meaningful ecologically, while the others were excluded from the analysis. As association function, we used the Indicator Value (IndVal) index corrected for unequal group sizes (Dufrière & Legendre, 1997; DeCáceres & Legendre, 2009). This method assessed the degree of specificity (A; uniqueness to a particular group) and fidelity (B; frequency of occurrence within a particular group) of species in groups defined *a priori*. We discarded species with a low indicator value by setting the threshold for components A and B (A = 0.6 and B = 0.25; thresholds suggested by DeCáceres et al., 2012). To assess the significance of each species, we performed a permutation test ($n = 999$), permuting the quadrats inside each block.

We used plants as a model taxon to evaluate the efficiency of species combinations for indicating deer density patterns. From the plant data, we created a new matrix with double combinations (two co-occurring species), and triple combinations (three co-occurring species) using the function 'combinespecies' of the 'indicspecies' package (DeCáceres et al., 2012). A new ISA was then performed according to the method described above. To compare the number of indicators found in single species (singletons) with those found in two- and three species combinations, we corrected p -values with Hochberg's method (1988). Since many combinations were significant, we discarded indicators with a low predictive value by setting a threshold for components as in the first ITA (A = 0.6 and B = 0.25; DeCáceres et al., 2012). Then, as suggested in DeCáceres et al., (2012), we eliminated indicators with an occurrence pattern completely nested within the occurrence pattern of others since they added no information. We then selected a subset of indicators that would maximize coverage values, i.e. the number of permanent quadrats in which at least one of the final indicators was present. This subset was fixed at a maximum of four indicators (single species as well as two- or three species combinations). Statistical analyses are summarized in Fig. 2.2B.

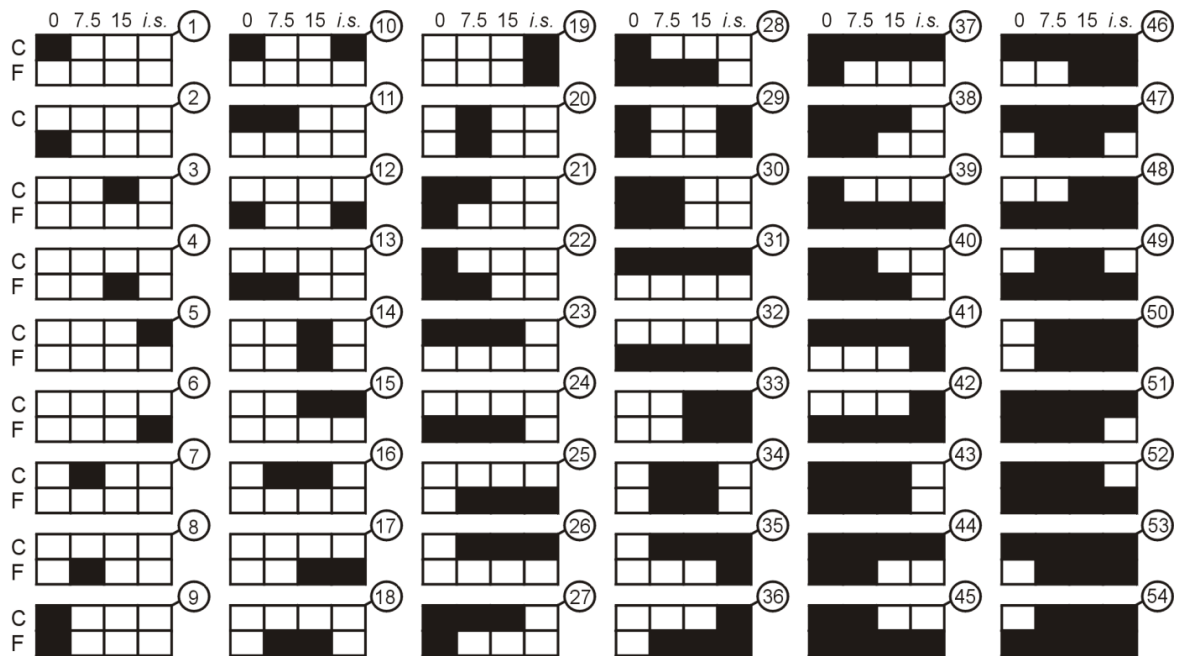


Figure 2.3: The 54 deer density patterns (pattern number circled) tested to identify indicator species of deer density (0, 7.5, 15 deer/km², i.s. = *in situ* deer density between 27 and 56 deer/km²) and two vegetation cover types (C = cut-over areas; F = uncut forests). We refer to the different arrangements of deer density among treatments as deer density patterns. (black squares). For plants, ground beetles, moths and songbirds, the patterns were selected among 255 possible patterns, after eliminating those without ecological significance (see methods). Since only cut-over areas were sampled for bees, the 10 following patterns were tested among the 15 possible ones: 1, 3, 5, 7, 10, 11, 15, 16, 23, and 26.

Results and discussion

General patterns

A total of common species were identified and used in the experiment (see Annexe 1 for the complete list). The total number of common species for each group was similar in almost all treatments (Table 2.1). Although most of the taxa were found in several treatments, one bee, two moths and two songbirds were restricted to a single treatment (Table 2.1).

Table 2.1: Number of common plant, ground beetle, bee, butterfly and songbird species sampled in each treatment (i.s. = *in situ* deer density between 27 and 56 deer/km²) of the experimental browsing experiment on Anticosti Island in July 2007, i.e. six years after building enclosures and initiating browsing control. The number of taxa restricted to a given treatment as well as the number of individuals collected or recorded for animals (Individuals) are also presented. See Annexe1 for the complete list of species.

Deer densities:	Uncut forests				Cut-over areas				Total	Individuals
	0	7.5	15	i.s.	0	7.5	15	i.s.		
Plants	59	59	59	51	48	50	50	48	51	-
Restricted	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Ground beetles	12	11	15	10	10	9	9	10	13	1844
Restricted	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Bees	-	-	-	-	20	21	22	17	22	1278
Restricted	-	-	-	-	0	0	1	0	1	
Moths	45	48	42	32	15	21	22	13	50	1254
Restricted	0	1	1	0	0	0	0	0	2	
Songbirds	21	18	16	22	21	15	15	15	33	560
Restricted	0	0	0	0	0	2	0	0	2	

Single indicator species

Among the 262 species sampled, 22 species (12 plants, 11 moths and 1 songbird) were found to be indicators of 12 different patterns of deer density (Fig. 2.4). Each taxonomic group identified different patterns, six by plants and six other by moths, of which one pattern was also identified by one songbird species. No indicator species of deer density were found among bees and ground beetles. For the latter, most species found were predators (both larvae and adults) of arthropods, and thus perhaps less sensitive to changes in plant communities induced by deer (Brousseau et al., 2013). As well, the high mobility of bees and birds may have allowed them to find food and nesting sites independent of deer density, which could explain their lack of association with particular treatments.





























Pattern	Indicator species	A	B	IV	Pattern	Indicator species	A	B	IV	
A) PLANTS										
	0 7.5 15 i.s.					0 7.5 15 i.s.				
C		- <i>Chamerion angustifolium</i>	0.835	0.833	0.834		- <i>Mitella nuda</i>	0.923	0.590	0.738
F		- <i>Trientalis borealis</i>	0.914	0.672	0.784		- <i>Viola macloskeyi</i>	0.926	0.499	0.680
		- <i>Cornus canadensis</i>	0.902	0.940	0.921		- <i>Picea glauca</i>	0.918	0.760	0.835
		- <i>Linnaea borealis</i>	0.932	0.643	0.774		- <i>Fragaria virginiana</i>	0.950	0.455	0.657
		- <i>Maianthemum canadense</i>	0.928	0.921	0.924		- <i>Oxalis montana</i>	0.918	0.455	0.646
						- <i>Equisetum arvense</i>	0.958	0.379	0.602	
B) MOTHS										
		- <i>Syngrapha viridisigma</i>	0.600	1.000	0.775		- <i>Xanthorhoe ferrugata</i>	1.000	0.778	0.882
		- <i>Cabera erythemaria</i>	0.781	1.000	0.884		- <i>Cyclophora pendulinaria</i>	0.854	0.889	0.871
		- <i>Macaria marmorata</i>	0.721	0.833	0.775		- <i>Phlogophora periculosa</i>	1.000	0.667	0.816
						- <i>Diarsia rosaria</i>	0.849	0.667	0.752	
						- <i>Xestia smithii</i>	0.754	0.667	0.709	
						- <i>Rivula propinqualis</i>	0.905	0.889	0.897	
						- <i>Xestia perquiritata</i>	0.816	1.000	0.667	
						- <i>Palthis angulalis</i>	0.979	0.952	0.966	
C) SONGBIRDS										
		- <i>Loxia leucoptera</i>	1.000	0.667	0.816					

Figure 2.4: Single species indicators of deer density patterns among plants, moths, and songbirds (pattern number circled, see Fig. 2.3). The specificity (A), sensitivity (B) and indicator value (IV) are presented. C = cut-over areas; F = uncut forests; i.s. = *in situ* deer density between 27 and 56 deer/km². In black: the deer density pattern to which was associated the indicator species.

Plants generated indicator species of deer densities mainly in cut-over areas (4 of 6 patterns), whereas moths and songbirds identified deer density patterns only in uncut forests (all 6 patterns; Fig. 2.4). Patterns identified by fauna were more precise (four patterns corresponding to one or two deer densities) than those revealed by plants. Moths' needs for plants change as they go through their life cycle stages, which may have made them more sensitive than plants to deer density impact. Indeed, they require particular plant species for feeding larva, for providing nectar for adults, as well as shading (Ehrlich & Raven, 1964). As a result of these and other particular needs, moths have been identified as the indicators of disturbances like climate change and pollution (Ruohomäki et al., 1996; Forister et al., 2010; Heikkinen et al., 2010). For plants, the presence of *Taraxacum officinale* was found to be an indicator of intermediate deer density in uncut forests (pattern # 47; Fig. 2.4A), whereas the absence of *Picea glauca*, *Fragaria virginiana*, *Oxalis montana*, and *Equisetum arvense* was also indicative of *in situ* deer density in this terrain (# 51). For cut-over areas, the presence of *Chamerion angustifolium* and the absence of *Trientalis borealis* were clearly associated with low deer density (0 and 7.5 deer/km²; # 11, 48). *Chamerion angustifolium* has previously been identified as forage preferred by deer and moose (*Alces alces*; Daigle et al., 2004; Dostaler et al., 2011), one that also recovers quickly when densities are controlled (Tremblay et al., 2006). The species *Mitella nuda* and *Viola macloskeyi* were associated with the

presence of deer in cut-over areas, independently of density (# 54). High competition for space among other herbaceous species at low deer density may explain the absence of *T. borealis*, *M. nuda* and *V. macloskeyi*. Three species typical of boreal forests, *Cornus canadensis*, *Linnaea borealis* and *Maianthemum canadense*, indicated reduced deer densities between 0 and 15 deer/km² in cut-over areas (# 52).

For moths, previous studies have shown a shift in their abundance and diversity under high herbivore pressure (Brown, 1997; Kruess & Tschardtke, 2002; Brousseau et al., 2013). In our study, *Syngrapha viridisigma* indicated complete eradication of deer from uncut forests (#2; Fig. 2.4B). The larva stage of this species feed on conifers such as *Abies balsamea* (Handfield, 2011), which regenerates only at low deer densities (Hidding et al., 2012). *Cabera erythemaria* was associated with forest at a precise density of 15 deer/km² (# 4). One butterfly (*Macaria marmorata*, #17) and one songbird (*Loxia leucoptera*, #17) were indicators of high deer densities in forests (15 deer/km² and *in situ*). The IndVal values of these two species were rather similar, so that a bird survey would be redundant with a butterfly survey in this context. Finally, five species of moths were indicative of lower deer density, but with a correlation insufficient for discriminating between a slight or intense reduction, or complete eradication of deer (# 24). These species are thus useful only for confirming that hunting is reducing deer densities, but not for estimating density. Inversely, two butterfly species indicated the presence of deer, regardless of density (# 25). Finally, the absence of *Palthis angulalis* revealed *in situ* deer density in cut-over areas (#52). Since moths can be difficult to detect, (Kéry & Plattner, 2007; Pellet, 2008), this may not be an optimal species to rely on.

Indicator species combinations

Our analyses of plant data on single species as well as on two- and three-species combinations allowed us to find valid indicators for 23 deer density patterns out of the 54 tested (see Annexe 2 for the complete list of indicators). Indicators were found for two additional patterns, but they discriminated between uncut forests and cut-over areas rather than between deer densities and were therefore not considered here. It is striking that only five patterns were identified by singletons alone, and one was revealed by a singleton and a three-species combination, whereas 17 additional patterns were revealed exclusively by two- or three-species combinations (Fig. 2.5). For each pattern, the number of valid indicators was highly variable, ranging from 1 to 97 (Table 2.2). However, many of these were spatially redundant and high coverage values were generally obtained with less than four indicators. The coverage of the final set of indicators (i.e., the percentage of permanent vegetation quadrats where the indicators were found for a particular pattern) ranged from 29 to 99% (Table 2.2). Interestingly, the three deer density patterns with the highest coverage (# 11, 51 and 52) were among those revealed by singletons alone. For example, for pattern #11, corresponding to low deer density in cut-over areas (0 and 7.5 deer/km²; Fig. 2.3), there were 97 valid indicators, among which one singleton alone

was sufficient to reach a coverage of 83% (Table 2.2; Fig. 2.5). In other words, this species was present in 83% of the permanent vegetation quadrats sampled in cut-over areas of 0 and 7.5 deer/km². The other indicators did not contribute to increasing the coverage for this pattern further, since they were localized in a subset of the same quadrats.

Among the 18 deer density patterns with valid two- or three-species combination indicators, the final indicators of only 11 patterns had a coverage $\geq 50\%$ and were thus frequent enough to be useful predictors of deer density (Table 2.2; Fig. 2.5). We used deer density pattern #13 to illustrate how to interpret the results of the species combination indicator analyses. The deer density in newly surveyed uncut forests can be estimated at ≤ 7.5 deer/km² (pattern #13) if *Oxalis montana* is found along with *Trientalis borealis* or if *Abies balsamea* is found with *Dryopteris carthusiana* and *Trientalis borealis* (Annexe 2). One or both combinations should be found in about 68% of this deer density-vegetation pattern. Finally, although species combinations were not more efficient than singletons at indicating specific deer density, they made it possible to successfully identify a much larger number of patterns (Table 2.2).

Table 2.2: Results of the indicator species analysis for plants, for each of the 54 deer density patterns (see Fig. 2.3 for pattern descriptions). Sites: Number of permanent quadrats (10 × 10 m) belonging to each deer density pattern; Valid: Number of valid indicators detected (p-value < 0.05; A ≥ 0.6 and B ≥ 0.25); Final: Smallest set of valid indicators (maximum of four); Coverage: Percentage coverage of the final set of valid indicators; i.e., the percentage of permanent quadrats in which at least one of the final indicators was present.

N. pattern	Sites	Valid	Final	Coverage	N. pattern	Sites	Valid	Final	Coverage
1	60	0	0	0	28	240	0	0	0
2	60	0	0	0	29	237	0	0	0
3	60	0	0	0	30	240	0	0	0
4	60	0	0	0	31	240	70	4	87
5	60	4	2	33	32	237	40	4	77
6	57	0	0	0	33	237	0	0	0
7	60	4	4	50	34	240	0	0	0
8	60	0	0	0	35	237	0	0	0
9	60	0	0	0	36	237	0	0	0
10	120	0	0	0	37	300	6	2	52
11	120	97	1	83	38	300	2	2	36
12	117	0	0	0	39	297	3	1	39
13	120	5	2	68	40	300	0	0	0
14	120	0	0	0	41	297	9	4	54
15	120	0	0	0	42	297	7	4	56
16	120	2	2	46	43	360	7	4	60
17	117	0	0	0	44	360	4	2	52
18	120	0	0	0	45	357	0	0	0
19	117	0	0	0	46	357	3	3	56
20	120	0	0	0	47	360	2	2	44
21	180	0	0	0	48	357	35	1	63
22	180	0	0	0	49	357	3	2	45
23	180	36	4	78	50	357	0	0	0
24	180	1	1	29	51	420	60	4	95
25	177	0	0	0	52	417	88	3	99
26	180	0	0	0	53	417	5	3	52
27	240	9	3	45	54	417	24	2	69

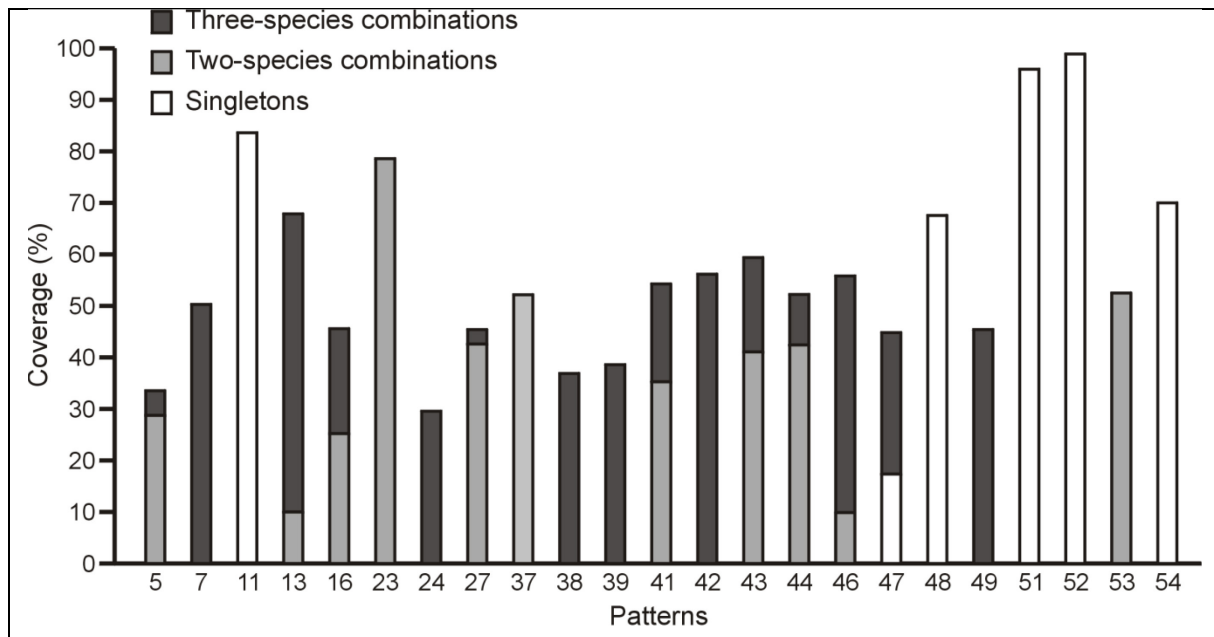


Figure 2.5: Coverage of single plant species indicators as well as two- and three plant species combinations for the 23 deer density patterns. Coverage represents the percentage of permanent quadrats (10 x 10 m) in which at least one of the final indicators of a particular pattern is present. Valid indicators are those significant at $p\text{-value} \leq 0.05$, with a specificity (A) value ≥ 0.6 and a sensitivity (B) ≥ 0.25 . Refer to Table 2.2 for the number of valid indicators of each pattern and to Fig. 2.3 for the description of deer density patterns.

Conclusions

Our findings illustrate how butterfly surveys can complement plant surveys for identifying deer densities, since each of these taxa revealed different patterns. Plants were particularly useful in cut-over areas, and moths only in uncut forests. The extra sampling for butterfly surveys could thus be focused most productively in forests during future assessments. Sampling moths was particularly valuable, since they were associated with more precise deer densities than plants. Among plants, calculating two- and three species combinations clearly increased the array of deer density patterns for which significant indicators were found. Although singletons were highly predictive and showed extensive coverage, they were able to detect only six deer density patterns, whereas 17 additional patterns were identified with two- and three-species combinations. Species combinations thus seem to complement singletons for improving our capacity to detect deer density patterns.

Estimating animal population size is time-consuming and costly. Indicator species analysis (ISA) can be an effective tool for wildlife managers, and one that is of particular interest because it simplifies the protocol for assessing ecosystem conditions, such as that related to deer density, by focusing on a subset of species. ISA is considerably improved by integrating groups of sites (i.e., treatment patterns) as well as combinations of species. However, while treatment combinations can be useful to overcome the delimitation of treatments, species combinations may be only useful for taxonomic groups where co-occurrences are common, such as

plants. Other issues remain to be explored, for example, how to better exploit the indicator value of combinations of taxa belonging to different taxonomic groups (e.g. plants and insects), a type of investigation that could be termed “community indicator analysis”.

Acknowledgements

Funding was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC)-Produits forestiers Anticosti Industrial Chair to SDC, the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, and an NSERC scholarship to MB and NSERC DG to MP and SP. We are grateful to the Centre de la Science de la Biodiversité du Québec and Centre d'études nordiques for scholarships. We are indebted to É. Cardinal, J.-L. Martin, P.-M. Brousseau, C. Hébert and C. Cloutier for the data on songbirds and insects, and would like to offer special thanks to EC and PMB for their dedication to fieldwork. Our thanks also go to J.-P. Tremblay and J. Huot for their pivotal roles in establishing the controlled browsing experiment. Thanks to P. Legendre for useful advice on statistical issues, and to K. Grislis for linguistic revision.

CHAPITRE 3:

FUNCTIONAL SYNDROME OF PLANTS, GROUND BEETLES AND SONGBIRDS FACING REDUCTION OF DEER DENSITY.

MARIANNE BACHAND, MONIQUE POULIN, STÉPHANIE PELLERIN, MARCO MORETTI, ISABELLE
AUBIN, JEAN-PIERRE TREMBLAY & STEEVE D. CÔTÉ

Copie de l'article « Bachand, M., Poulin, M., Pellerin, S., Moretti, M., Aubin, I., Trembaly, J.-P. & Côté,
S.D. 2013. functional syndrome of plants, ground beetles and songbirds facing reduction of deer density.

*Article soumis à la revue *Biodiversity and Conservation* en juillet 2013.*

Résumé

L'approche par traits fonctionnels est de plus en plus utilisée pour prédire la réaction des communautés écologiques aux perturbations. La plupart des études l'utilisant ciblent les traits d'un taxon. Ici, nous examinons l'effet de réduire la densité de grands herbivores sur le syndrome fonctionnel de plusieurs groupes taxonomiques. Notre étude était basée sur un dispositif de broutement contrôlé créé en 2001 sur l'île d'Anticosti (QC, Canada). Trois niveaux de densité (0-7,5-15 cerfs/km²) de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) ont été reproduits en trois blocs par rapport aux densités *in situ* (27 à 56 cerfs/km²) en coupe et en forêt. Après six ans, nous avons inventorié les plantes, les carabidés et les oiseaux chanteurs. Des analyses de redondance partielles (*p*RDA) et de traits indicateurs ont été menées sur la moyenne pondérée des traits des communautés de plantes, de carabidés et d'oiseaux chanteurs. Les plantes sont plus sensibles à une réduction de la densité de cerfs que les carabidés et les oiseaux (la densité de cerfs explique 8% de la variabilité dans la *p*RDA de la communauté de traits des plantes tandis que l'axe associé à la densité de cerfs était non significatif pour les *p*RDA de la faune). Pourtant, certains traits de carabidés ont été modifiés par la variation dans les traits des plantes après la réduction de cerfs. L'analyse de co-inertie (CoIA) a montré des relations plus étroites entre les traits de carabidés et les traits des plantes à densités réduites de cerfs (RDD) qu'à forte densité de cerfs (HDD, $RV = 0,43$, $p = 0,0004$), un résultat non observé dans la CoIA entre les traits des plantes et des oiseaux. Pour les plantes, les espèces à HDD ont des organes de stockage, des rhizomes, une reproduction végétative et des semences dispersées par le vent ou la gravité, ce qui implique peu d'interactions avec les autres taxons. Les carabidés à HDD sont des espèces granivores et xérophiles. À RDD, les plantes ont des fruits charnus, des grosses semences et un feuillage érigé. Les carabidés sont carnivores et utilisent des substrats de mousse. Nos résultats montrent que les communautés de plantes étaient fonctionnellement résilientes aux fortes densités de cerfs induisant des changements dans les communautés de traits des carabidés. Toutefois, la structure du sous-bois n'est pas devenue assez dense pour modifier la communauté de traits des oiseaux pendant la période d'étude de six ans.

Abstract

The functional trait-based approach is increasingly used to predict responses of ecological communities to disturbances, but most studies target a single taxonomic group. Here, we assessed the resilience of a forest ecosystem to overabundant herbivore populations by assessing changes in the functional traits of plant, ground beetles and songbird communities after six years of controlled browsing. Our results indicated that plants were more responsive to deer density reduction than ground beetles and birds. According to redundancy analysis 8% of plant trait variability was associated to deer density, whereas it was insignificant for traits of fauna communities. However, co-inertia analysis (CoIA) revealed that plant responses induced changes in ground beetle communities with stronger relationships between plant and ground beetle traits at reduced (RDD) than at high deer density (HDD), a pattern not detected in the plant-songbird CoIA. In plants, HDD favored species that reproduce vegetatively and with abiotic pollination and seed dispersal, traits implying little interaction with animal. On the other hand, traits found at RDD mostly involved trophic interaction. For example, plants at RDD had fleshy fruits and large seeds dispersed by birds or other animals whereas ground beetle species were carnivorous. Overall, our results suggest that plant communities are functionally resilient to overabundant herbivore populations, since most traits associated to undisturbed forests reestablish after six years of deer reduction. The re-establishment of functional plant communities induces changes in the ground-beetle trait community, but forest structure remains likely insufficiently heterogeneous to shift the bird trait community within six years.

Introduction

Predicting the response of communities to environmental changes is a fundamental issue in ecosystem ecology. Recently, there has been a growing interest in the use of functional traits to identify the mechanisms that underlie community changes and determine ecosystem functioning (Díaz et al., 2007; Lavorel et al., In press). Functional traits refer to any morphological, anatomical, biochemical, physiological or phenological features associated with a species' ability to obtain resources, disperse, reproduce and persist in the environment (Violle et al., 2007). An approach based on functional traits offers several advantages. For instance, it facilitates comparisons between communities that do not share the same species composition (Demars et al., 2012), and provides insight into the processes governing community structure and ecosystem functions (Pakeman, 2011).

Most studies using a functional trait-based approach have focused on a single taxonomic group (for example, de Bello et al., 2005; Moretti et al., 2010). Yet, there are growing expectations that extending the trait concept to multiple taxonomic groups will improve our ability to understand the complex dynamic of ecosystems and identify mechanisms that drive biotic control over ecosystem functions (Kremen, 2005; Moretti & Legg, 2009; de Bello et al., 2010; Luck et al., 2012). The distinction between response and effect traits has been proposed as a core element of a multi-taxa assessment (Lavorel et al., In press). Researchers have typically been interested in response traits (i.e., traits explaining a species' response to a given environmental gradient). However, a response-and-effect trait framework makes it possible to characterize both (1) how a community responds to an environmental filter (response traits); and (2) how this community shift might in turn influence a given ecosystem process via effect traits. Here, we examine the effect of reducing large herbivore browsing pressure on community-level functional response and effect traits using a multiple taxonomic groups approach. We focused on plants, ground beetles and songbirds, each taxa with different mobility capacity and type of resources uses, characteristics expected to strongly influence response to environmental changes.

The overabundance of large ungulates has tremendous effects on forest resources in many regions worldwide (Côté et al., 2004). For example, selective browsing by ungulate herbivores induces the disappearance of preferred species, leads to the dominance of avoided or browse-resilient species (Tremblay et al., 2007) and may prevent tree and shrub regeneration (Hidding et al., 2012). Such changes may later indirectly affect key ecosystem processes such as nutrient cycling, soil mineralization, and litter quality (McInnes et al., 1992; Dufresne et al., 2011). Indirect impacts on other biological organisms, especially birds and insects, have also been observed, and are mostly related to changes in habitat structure (Perrins & Overall, 2001; Cardinal et al., 2012 a,b; Brousseau et al., 2013). Some studies have also shown that heavy browsing favors specific plant

traits such as abiotic pollination and seed dispersal (Wiegmann & Waller, 2006; Lavorel et al., 1997), which involve no biotic interaction and may thereby induce the decline of animals dependent on flowers and fruits.

Most studies on the impacts of ungulate browsing pressure have focused on plants, comparing *in situ* densities with areas where herbivores have been excluded or reduced (for example, Lavorel et al., 1999; Tremblay et al., 2006). Empirical studies using traits of more than one taxonomic group with different levels of herbivore density reduction would be highly beneficial for understanding ecosystem capacity to recover once browsing pressure has been reduced. In this study, we used a multi-factorial controlled browsing experiment conducted over six years to investigate the direct impact of reducing white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) density on plant communities and the indirect effect on animal communities through vegetation changes. Our objectives were to define specific functional syndromes (i.e., consistent association of traits) of different taxonomic groups (plants, ground beetles and songbirds) and highlight the cascade effect across taxa generated by reducing deer density in a boreal forest. We hypothesized that the effects of reduced deer density would be stronger for plants, since they are directly affected by browsing. We further expected to find that changes in the effect traits among the plant community would in turn affect ground beetles and songbirds. In this regard, we anticipated weaker relations across taxa (plants-ground beetles and plants-songbirds) at high deer density than with reduced ungulate presence.

Materials and methods

Study Site

The study was carried out on Anticosti Island (7943 km²) in the Gulf of St. Lawrence (Québec, Canada; 49° 28' N; 63° 00' W). Climate is maritime and characterized by cool summers and long but relatively mild winters (Beguín et al., 2009). The island is located about 70 km north of the natural northeastern limit of the white tailed deer distribution range. About 220 white tailed deer were introduced in 1896-97, the first large ungulate on this predator-free island. The population proliferated, becoming overabundant (>20 deer/km²) in less than 30 years (Potvin et al., 2003). Anticosti's forests belong to the boreal zone, and were naturally dominated by balsam fir (*Abies balsamea*), white spruce (*Picea glauca*) and black spruce (*Picea mariana*), with deciduous tree species, mainly paper birch (*Betula papyrifera*), trembling aspen (*Populus tremuloide*) and balsam poplar (*Populus balsamifera*) occurring sporadically. Despite the short history of deer herbivory on the island, the impacts of deer browsing on the composition and dynamics of its forest ecosystems are extensive. For instance, the surface area covered by balsam fir stands, a key habitat for deer winter survival, has been reduced by half over the last hundred years and replaced by white spruce stands (Potvin et al., 2003).

Experimental Design

Our study utilized the infrastructure of a long-term experiment that was initiated in 2001 and designed to investigate the impact of reducing deer density on the reproduction and growth of plants in two types of vegetation cover: uncut forests and cut-over areas. This experimental set-up is an incomplete split-strip block design with blocks as a random factor (3 blocks; located between 4 and 71 km apart). Each block is composed of four main plots (adjacent or in close proximity within each block). They consist of three large enclosures with distinct deer densities (0, 7.5, 15 deer/km²) and a control situation outside the fence (*in situ* densities: 27, 56 and 56 deer/km²). To control deer density, all deer were removed from all enclosures each year. No deer were reintroduced in a 10-ha enclosure (0 deer/km²), whereas three deer were stocked in each of the two other enclosures, one measuring 40 ha (7.5 deer/km²) and the other 20 ha (15 deer/km²). Deer (yearlings or adults) were captured in early spring, released within enclosures and culled in late autumn. Deer enclosures were closely monitored to detect and subsequently repair any broken fences, and thereby impede intruders as well as deer escape, injury or fatality. Deer stocking began in 2002 and was repeated annually until 2009. The *in situ* deer densities were monitored on unfenced sites using distance sampling of summer pellet groups on permanent transects cleared of feces each spring (Tremblay et al., 2006). In each main plot, all trees >9 cm at breast height had been removed over about 70% of the area, leaving about 30% of the mature balsam fir forest (mean size of uncut forest patches was 5.9 ± 8.2 ha). Cut-over was included in the design because it has been used on Anticosti as a catalyst to stimulate balsam fir regeneration since 1995 (Beaupré et al., 2005). Both types of vegetation cover were characterized by >70% balsam fir canopy cover before the beginning of the experiment.

Sampling

Three taxonomic groups with different mobility capacity and resource use patterns were selected as model groups for our study: (1) plants, which have low mobility (for escaping herbivory) and are directly affected by deer; (2) ground beetles, with low to moderate mobility and indirectly affected by deer, mostly via changes in vegetation composition and ground surface conditions at a local scale (i.e., a few square meters); and (3) songbirds, with high mobility and indirectly affected by deer through changes in forest structure at a moderate-large spatial scale (i.e., hundreds of square meters or more). Sampling was conducted during summer 2007, thus six years after the establishment of the experimental set-up.

Plants

Plants were sampled within 20 permanent quadrats (10 × 10 m) that had been randomly positioned in 2001 in each of the 12 main plots on both vegetation cover types (N = 480 quadrats). Each quadrat was subdivided into 100 subquadrats of 1 × 1 m, two of which were randomly selected for surveys. In each subquadrat, the horizontal cover of each vascular plant species (used as abundance data) was estimated according to 12 classes (<1, 1–5, 10 classes up to 95, 95–100%). Cover of trees and shrubs taller than 2.5 m were not surveyed because they were inaccessible to deer and because subquadrat size was inappropriate for these vegetation layers.

Ground beetles

Ground beetles were surveyed by Brousseau et al., (2013), using Luminoc® traps (Jobin & Coulombe 1992) as pitfall traps to attract a large diversity and abundance of beetles (Hébert et al., 2000). In each of the 12 main plots, two pitfall traps were installed in each vegetation cover type and filled with 40% ethyl alcohol as a preservative (N = 48 traps). Traps were placed at least 50 m apart, 100 m away from fences and, wherever possible (i.e., when the forest patch was sufficiently large), at least 50 m from forest edges. Traps were operated during five periods of 9 to 11 consecutive days between mid-June and mid-August (the main activity period for ground dwelling arthropods in the region), for a total of 50 days/trap in each experimental unit. Abundance of the insect taxa was defined as the number of individuals found in the trap within the sampling period.

Songbirds

The relative abundance of songbirds was surveyed by Cardinal et al., (2012b) in 2007, using point counts during the nesting period (Bibby et al., 2000). In each of the 12 main plots, two point count stations were centered on randomly selected uncut forest patches, and three stations were located randomly in cut-over areas (N = 60 stations). The stations were separated by at least 100 m. The difference in number of points between uncut forests and cut-over areas results from the smaller proportion of uncut forests (30%) compared to the cut-over areas (70%) in each main plot. A 50-m buffer zone was maintained from fence or forest edges to avoid edge effects. Individual songbirds were counted for each species seen or heard within a 30-m radius over a period of 20 minutes. Each point count station was visited six times from June 5 to June 30 between 4:30 a.m. and 10:00 a.m. (the main song activity period of songbirds in the region), and always during rain- and wind-free periods.

Species Traits

Each species was described in terms of its functional traits, including both biological traits related to morphology, reproduction and dispersal, as well as performance traits related to resource use (Violle et al., 2007). For plants, we also used the status (exotic or indigenous), since exotic species are often associated

with disturbed environments. We selected 19 traits for plants (Table 3.1), 13 for ground beetles (Table 3.2) and 16 for songbirds (Table 3.3). Plant traits were obtained from the TOPIC database for plants (<http://topic.mcan.gc.ca>). For ground beetles and songbirds, we used traits from the MultiTraits database (Venier et al., unpublished). To meet statistical analysis assumptions, all traits were coded numerically (Tables 1-3).

Statistical Analysis

All statistical analyses were performed using version 2.15.2 of the R-language and environment for statistical computing with appropriate packages (R Core Team, Vienna, Austria). Deer densities (quantitative variable) and vegetation cover types (nominal variable) were used as explanatory variables in all analyses. Rare species were removed from the database. This is corresponding for plants to the species surveyed in less than 5% of the quadrats. Rare insect species are those captured less than 4 times and rare bird species are those surveyed in less than 5% of the point counts

First, we created both an abundance matrix and a trait matrix for each taxonomic group (Fig. 3.1A). We also built a treatment matrix with the combined treatment of deer density, vegetation cover type and blocks for each site. To quantify the trait values of the dominant species in a community, a Community Weighted Mean matrix (CWM; Garnier et al., 2004) was calculated for each of the three groups by combining the species-by-sites matrix with the traits by-species matrix (Fig. 3.1B). The weighted averaging procedure used the log (abundance +1) transformation to reduce the effects of extreme values (Legendre & Legendre 1998). The CWM was then analyzed with the treatment matrix in a partial redundancy analysis (pRDA; Legendre & Legendre, 1998), using block as a co-variable, to assess the effect of deer density under both types of vegetation cover (Fig. 3.1C).

We also carried out an indicator traits analysis (ITA; Fig. 3.1D) to identify traits associated with each possible combination of the eight experimental conditions, i.e., four classes of deer density, and two types of vegetation cover, for a total of 255 combinations ($28 - 1$), including the set of eight conditions (De Cáceres et al., 2010). From the 255 combinations, we retained only the 54 combinations that could be interpreted ecologically (Fig. 3.2). We used the point biserial correlation coefficient (r_{pb}) for this analysis because we were interested in the ecological preference associated to each trait (De Cáceres & Legendre, 2009). A high r_{pb} value denotes a strong association between a trait and an experimental condition. A permutation test ($N = 9999$) was used to determine whether a trait was statistically associated with a combination of the experimental conditions under the null hypothesis of no relationship.

Co-inertia Analysis (CoIA; Dolédec & Chessel, 1994) was used to examine the association between plant and animal traits (plants vs. ground beetles and plants vs. songbirds; Fig. 3.1E). This analysis involved first reducing the dimensionality of the plant and animal CWM matrices using principal component analysis (PCA) and selecting the dominant components (axes). New axes are then generated by rotation in multidimensional space so as to maximize the covariance between the axes in the two datasets (Dolédec & Chessel, 1994). In the CoIA specific to plant and ground beetle traits, the selection of PCA axes included seven eigenvectors from the plant trait matrix and five eigenvectors from the ground beetle trait matrix, representing 88% and 86% of the variation, respectively. In the CoIA specific to plant and songbird traits, seven eigenvectors from the plant trait matrix and six eigenvectors were selected from PCA of the bird traits matrix, representing 87% and 85% of the variation. For each CoIA, an RV coefficient (a multivariate generalization of the Pearson correlation coefficient) was then calculated as a measure of global correlation between the matrices. This coefficient ranges between 0 and 1; the closer it is to 1, the greater the global similarity between the two matrices. The significance of the association between the plant and animal traits was then tested with a Monte-Carlo permutation test using 9999 permutations. The results of CoIA are presented in a graph, with sites indicated as arrows, which in this case describe the degree of association of functional traits between two taxonomic groups (plants-ground beetles or plants-songbirds). Arrow length indicates the strength of the association between both matrices (short arrows for strong relationships, long arrows for weak relationships). To evaluate whether the degree of association between trait communities of two taxonomic groups was related to deer density and vegetation cover type, we used arrow length (calculated using the coordinates from the CoIA graph) as the dependent variable in an ANOVA, where deer density and vegetation cover type were the explanatory variables (Fig. 3.1F). Finally, we calculated the Pearson correlation coefficient between each plant and ground beetle trait and between each plant and songbird trait to determine which specific plant traits were linked with specific animal traits (Fig. 3.1G).

Table 3.1. Description and code of the plant functional traits used in the statistical analysis.

Trait	Code	Type	State
Morphology			
Foliage persistence	PFO	Binary	0. deciduous, 1. evergreen
Foliage structure	SFO	Ordinal	0. no leaf, 1. rosette, 2. graminoid, 3. erect leaves, 4. decumbent, 5. erect leafy stem, 6. one stem, 7. multi-stem
Raunkiaer life form	RAU	Ordinal	1. therophyte, 2. geophyte, 3. hemicryptophyte, 4. chamaephyte, 5. micro/nano phanerophyte, 6. mega/meso phanerophyte
Rhizome	RHI	Binary	0. absence, 1. presence
Storage organ	STO	Binary	0. absence, 1. presence
Physical defence	DEF	Binary	0. absence, 1. presence
Life cycle	LCY	Ordinal	1. annual, 2. biannual, 3. perennial
Reproduction and dispersal			
Principal means of reproduction	VEG	Ordinal	1. seeds only, 2. vegetative propagation possible but mostly by seeds, 3. mostly by vegetative propagation
Inflorescence type	TFL	Ordinal	1. no flower, 2. solitary, 3. spike or cluster, 4. composed
Inflorescence color	CFL	Ordinal	1. no flower, 2. green, brown and black, 3. white, 4. other colors
Flowering phenology:			
Spring	SPR	Binary	0. absence, 1. presence
Summer	SUM	Binary	0. absence, 1. presence
Fall	FAL	Binary	0. absence, 1. presence
Cleistogamy	CLE	Binary	0. absence, 1. presence
Pollinator vector:			
Abiotic	POA	Binary	0. absence, 1. presence
Biotic	POB	Binary	0. absence, 1. presence
Auto-pollination	PON	Binary	0. absence, 1. presence
Seed size	SES	Quantitative	
Seed production	SEP	Quantitative	
Seed dispersal vector :			
Wind	WIN	Binary	0. absence, 1. presence
Endozoochore	END	Binary	0. absence, 1. presence
Epizoochore	EPI	Binary	0. absence, 1. presence
Ant	MYR	Binary	0. absence, 1. presence
Bird	BIR	Binary	0. absence, 1. presence
Expulsion	BAL	Binary	0. absence, 1. presence
Gravity	GRA	Binary	0. absence, 1. presence
Dispersule type	DIT	Ordinal	1. spore, 2. dried fruit, 3. fleshy fruit
Habitat and resource use			
Light requirement	HEL	Ordinal	1. shade tolerant, 2. mid tolerant, 3. intolerant
Status			
Status	STA	Binary	0. indigeneous, 1. exotic

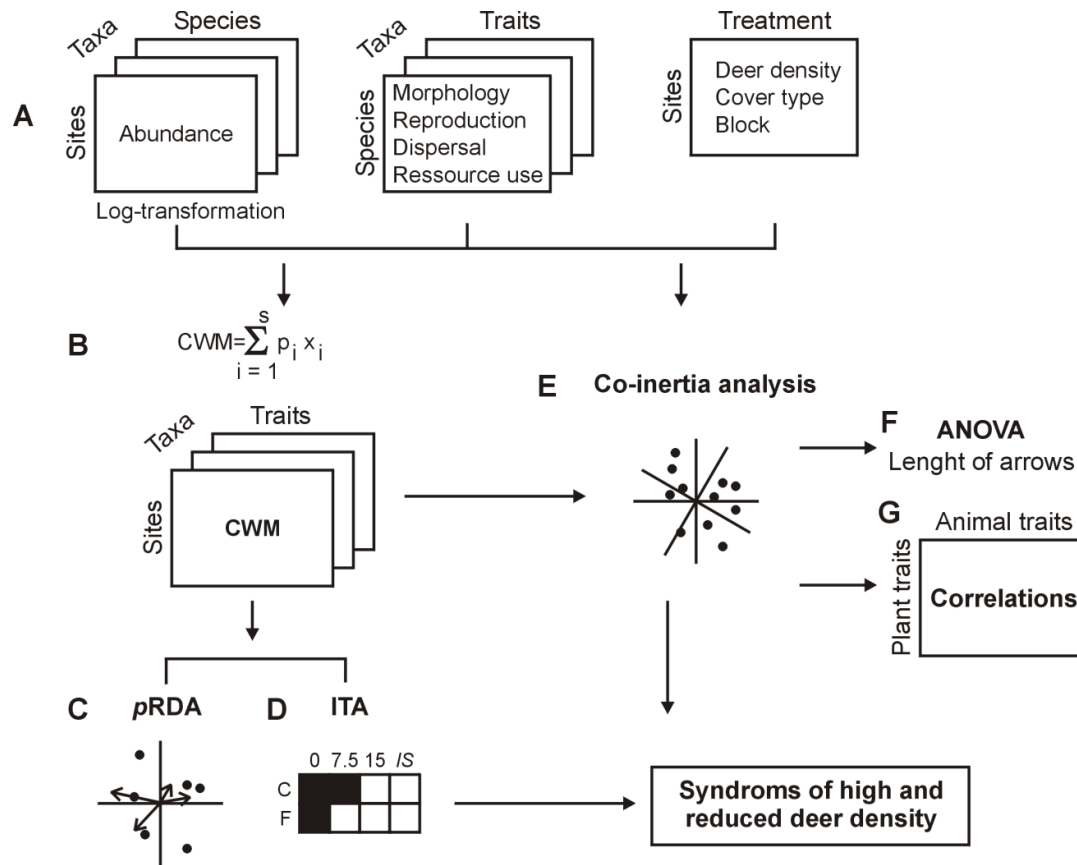
Table 3.2. Description and code of ground beetle functional traits used in the statistical analysis.

Trait	Code	Type	State
Morphology			
Body size	BOD	Quantitative	
Defence mechanism :			
Chemical	DCH	Binary	0. absence, 1. presence
Physical	DPH	Binary	0. absence, 1. presence
Sound	DSO	Binary	0. absence, 1. presence
Number of month active by year	NMA	Quantitative	
Reproduction and dispersal			
Wing condition	WIG	Ordinal	1. brachypterous, 2. dimorphic, 3. macropterous
Flying habit	FLY	Ordinal	1. incapable, 2. occasional, 3. frequent
Hibernation form	HIB	Ordinal	1. larva, 2. adult and larva, 3. adult
Habitat and resource use			
Light requirement	HEL	Ordinal	1. shade tolerant, 2. mid tolerant, 3. intolerant
Moisture Level	XER	Ordinal	1. moist, 2. mesic, 3. dry
Feeding guild:			
Carnivorous	CAR	Binary	0. no, 1. yes
Granivorous	GRN	Binary	0. no, 1. yes
Insectivorous	INS	Binary	0. no, 1. yes
Omnivorous	OMN	Binary	0. no, 1. yes
Vertical stratification	VST	Ordinal	1. terricolous, 2. arboreal and terricolous
Habitat structure	CLO	Ordinal	1. open, 2. generalist, 3. closed
Type of vegetation	TVE	Ordinal	1. devoid of vegetation, 2. sparse herbaceous, 3. moderate herbaceous, 4. dense herbaceous
Substrate:			
Clay	CLA	Binary	0. no, 1. yes
Gravel	GRV	Binary	0. no, 1. yes
Humus	HUM	Binary	0. no, 1. yes
Leaf litter	LEA	Binary	0. no, 1. yes
Moss	MOS	Binary	0. no, 1. yes
Sand	SAN	Binary	0. no, 1. yes

Table 3.3. Description and code of songbird functional traits used in the statistical analysis.

Trait	Code	Type	State
Morphology			
Wing length	WIL	Quantitative	
Tarsus length	TAR	Quantitative	
Weight	WEI	Quantitative	
Reproduction and dispersal			
Nest substrate:			
Cliff	NCL	Binary	0. no, 1. yes
Ground	NGR	Binary	0. no, 1. yes
Shrub	NSH	Binary	0. no, 1. yes
Deciduous	NDE	Binary	0. no, 1. yes
Coniferous	NCO	Binary	0. no, 1. yes
Mixed tree	NTR	Binary	0. no, 1. yes
Snag	NSN	Binary	0. no, 1. yes
Nest height	NHG	Quantitative	
Nest form:			
Cup	CUP	Binary	0. no, 1. yes
Cavity	CAV	Binary	0. no, 1. yes
Burrow	BUR	Binary	0. no, 1. yes
Pendant	PEN	Binary	0. no, 1. yes
Spherical	SPH	Binary	0. no, 1. yes
Clutch size	CLU	Quantitative	
Number of broods	BRO	Quantitative	
Nest parasitized by cowbird	COW	Quantitative	
Habitat and resource use			
Primary habitat:			
Deciduous	DEC	Binary	0. no, 1. yes
Coniferous	CON	Binary	0. no, 1. yes
Mixed forest	MIX	Binary	0. no, 1. yes
Agricultural	AGR	Binary	0. no, 1. yes
Wetland	WEA	Binary	0. no, 1. yes
Bog	BOG	Binary	0. no, 1. yes
Feeding guild:			
Frugivorous	FRU	Binary	0. no, 1. yes
Granivorous	GRN	Binary	0. no, 1. yes
Herbivorous	HER	Binary	0. no, 1. yes
Insectivorous	INS	Binary	0. no, 1. yes
Omnivorous	OMN	Binary	0. no, 1. yes
Vermivorous	VER	Binary	0. no, 1. yes
Foraging substrate:			
Air	FAI	Binary	0. no, 1. yes
Bark	FBA	Binary	0. no, 1. yes
Ground	FGR	Binary	0. no, 1. yes
Low canopy	FLC	Binary	0. no, 1. yes
Upper canopy	FUC	Binary	0. no, 1. yes
Feeding technique:			
Forager	FOR	Binary	0. no, 1. yes

Gleaner	GLE	Binary	0. no, 1. yes
Sallier	SAL	Binary	0. no, 1. yes
Screenner	SCR	Binary	0. no, 1. yes
Territory size	TER	Quantitative	
Forest edge distance	FED	Ordinal	1. edge species, 2. edge and forest species, 3. forest species
Arrival from migration	AFM	Quantitative	



Figure

3.1: Sequence of the statistical analyses used to assess the functional syndromes of plant and animal traits associated with deer density. Distinct matrices were used for plants, ground beetles and songbirds (A). The matrix Treatment was the same for each group with the variables vegetation cover type (uncut forests and cut-over areas), deer density and block (A). The matrices CWM (community weighted mean) of traits by sites combine the Abundance (p_i) and Trait (x_i) matrices using weighted averaging (B). The partial redundancy analysis (pRDA; C), indicator traits analysis (ITA; D) and co-inertia analysis (E) were conducted with the CWM matrices. The impact of deer density on the degree of association of functional traits between two taxonomic groups (length of arrows in co-inertia graph) was tested with ANOVA (F). Finally, a correlation matrix between plant and animal traits was calculated (G)

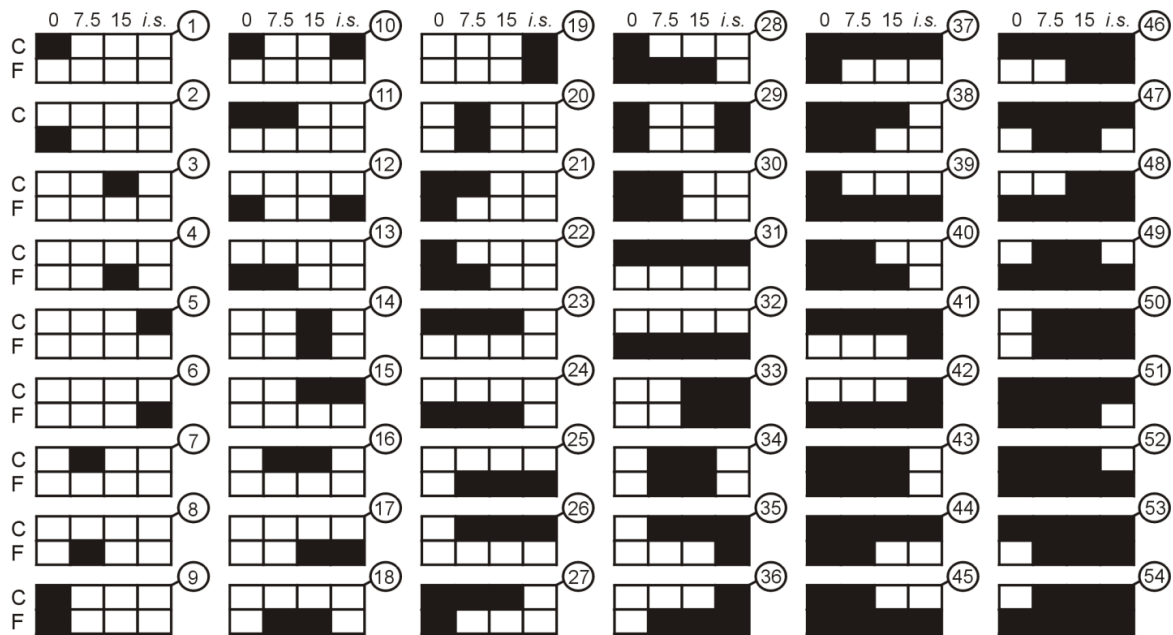


Figure 3.2: The 54 deer density patterns (pattern number circled) tested to identify indicator species of deer density (0, 7.5, 15 deer/km², i.s. = *in situ* deer density between 27 and 56 deer/km²) and two vegetation cover types (C = cut-over areas; F = uncut forests). We refer to the different arrangements of deer density among treatments as deer density patterns (black squares). For plants, ground beetles, and songbirds, the patterns were selected among 255 possible patterns, after eliminating those without ecological significance (see methods).

Results

A total of 51 common plants were identified. For animals, we also used the most common species which is corresponding to thirteen species of ground beetles identified from among the 1844 individuals caught, and 33 songbird species accounted for the 530 visual or acoustic bird identifications performed. The Annexe 1 presents the list of all species used in the analysis

The community of plant traits showed a clearer response than animal taxa to a reduction of deer density. More precisely, the impact of deer density was associated to the second axis of each of the three pRDA run with plant (Fig. 3.3), ground beetle and bird traits (Annexe 3), but it was significant only for plant traits (second axis significant with 8% variation explained mainly by deer density). For all three taxonomic groups, the vegetation cover type, whether uncut forest or cut-over area, was the main factor explaining trait distribution (first axis explaining 18% for plant traits, and 40% for both ground beetle and bird traits).

Plant traits

According to ITA and pRDA, seven plant traits were mainly associated with high deer density, especially *in situ* density, whether in cut-over areas or uncut forests or both (Figs 3.3 and 3.4). These traits corresponded to plant species that reproduce mainly vegetatively that have rhizomes or storage organs, that are self-pollinated,

and which seeds and pollen grains dispersed abiotically. Exotic species were also associated to *in situ* deer density. On the other hand, eight plant traits were mostly associated with a reduction of deer density, mainly in cut-over areas (Fig. 3.4). These traits corresponded to plant species with brilliant and composed inflorescences, and dependent on biotic pollination. Species with fleshy fruits and large seeds dispersed by birds or by epizoochory (transported on the outside of vertebrate animals) were also indicator of RDD. According to ITA, cleistogamy (i.e., the presence of a closed and self-pollinated flower at the base of the plant) was associated with the two lowest deer densities (≤ 7.5 deer \cdot km⁻²) in uncut forests (Fig. 3.4). Finally, according to *p*RDA, species with erected foliage or multi-stems (SFO), high Raunkiaer life forms (RAU), and flowering during spring (SPR) were also characteristics of reduced deer density (Fig. 3.3).

Ground beetle traits

Ground beetle species using moss substrate were indicators of uncut forests from which deer had been completely eradicated (Fig. 3.4 and Annexe 3). Carnivorous species were associated to reduced deer densities (≤ 15 deer/km²) in uncut forests and to the deer-eradicated cut-over areas. Granivorous species showed the exact opposite trend. Finally, xerophile species were indicators of *in situ* density in uncut forests, although these species were mostly associated with cut-over areas.

Songbird traits

The presence songbirds foraging in the upper canopy and nesting in coniferous were indicator of intermediate deer density in cut-over areas (Annexe 3). Much as for ground beetles, granivorous bird species were associated with high deer densities, though only with *in situ* density of cut-over areas.

Relationships between plant and animal traits

The association between plant and ground beetle traits was significant ($RV = 0.41$; $p = 0.0004$) for the first and second axes of the co-inertia graph (Fig. 3.5A). The first axis explained 66% of the variance and was mostly associated with the vegetation cover type, cut-over areas being mostly on the left side of the graph and uncut forests on the right (Fig. 3.5A). The second axis explained 13% of the variance and could not be clearly attributed to deer density or vegetation cover type, although most of the sites with low deer density (0 and 7.5 deer/km²) occurred in the lower part of the graph. The strength of the association between plant and ground beetle community traits was significantly different between deer densities (Table 3.4), and increased as deer density decreased, as illustrated by the shorter arrows at low deer density than at high deer density (Fig. 3.5A). No effect of vegetation cover type was detected on the degree of association between traits communities of the plants and ground beetles (Table 3.4). Finally, plant traits associated with high deer density

had few or no significant correlations with ground beetle traits, while most of the plant traits associated with reduced deer density were significantly correlated with ground beetle traits (Annexe 4).

The association between plant and songbird traits was also significant ($R^2 = 0.43$, $p = 0.0004$) for the first and second axes (Fig. 3.5B). Cut-over areas were separated from uncut forests along the first axis (67% of the variance explained). No obvious effect of deer density on the distribution of sites was recognizable in the co-inertia graph. The strength of the association between plant and songbird community traits was not significantly different between deer densities or vegetation cover types (Table 3.4).

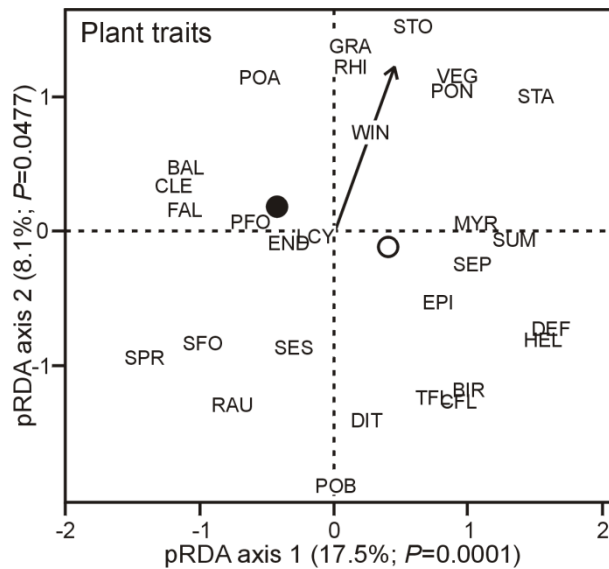


Fig. 3.3 Partial redundancy analysis showing the response of plant traits to deer density (arrow) and vegetation cover types (black circle = uncut forests; white circle = cut-over areas). Blocks were used as a co-variable. See Table 1 for trait names

Patterns		Traits	r_{pb}	P	Patterns		Traits	r_{pb}	P		
PLANTS											
	0	7.5	15	<i>i.s.</i>		0	7.5	15	<i>i.s.</i>		
C					Exotic species (STA)					0.396	0.001
F					Storage organs (STO)					0.350	0.001
					No pollination (PON)					0.302	0.001
					Seed dispersed by wind (WIN)					0.268	0.001
					Abiotic pollination (POA)					0.161	0.013
					Seed dispersed by epizoochory (EPI)					0.361	0.001
					Brilliant flowers (CFL)					0.284	0.001
					Cleistogamy (CLE)					0.403	0.001
					Seed dispersed by gravity (GRA)					0.247	0.001
					Perennials species (LCY)					0.167	0.006
					Vegetative reproduction (VEG)					0.256	0.001
					Rhizome (RHI)					0.166	0.004
					Seed dispersed by bird (BIR)					0.420	0.001
					Composed flower (TFL)					0.291	0.001
					Large seed (SES)					0.174	0.006
					Fleshy fruit (DIT)					0.391	0.001
					Biotic pollination (POB)					0.373	0.001

GROUND BEETLES											
					Moss substrate (MOS)					0.678	0.031
					Carnivorous (CAR)					0.635	0.006
					Granivorous (GRN)					0.774	0.002
					Xerophilous species (XER)					0.831	0.001

BIRDS											
					Upper canopy forager (FUC)					0.694	0.003
					Granivorous (GRN)					0.611	0.024
					Nesting in coniferous (NCO)					0.653	0.024

Figure 3.4: Plant, ground beetle and songbird traits found to be indicators of at least one deer density experimental condition (0, 7.5 or 15 deer/km²; *i.s.* = *in situ* deer density, i.e., >27 deer/km²). Black squares indicate significant positive correlations ($P < 0.05$). Point b

each trait. Traits that only indicate a vegetation cover type (C = cut-over areas; F = uncut forests) are not presented

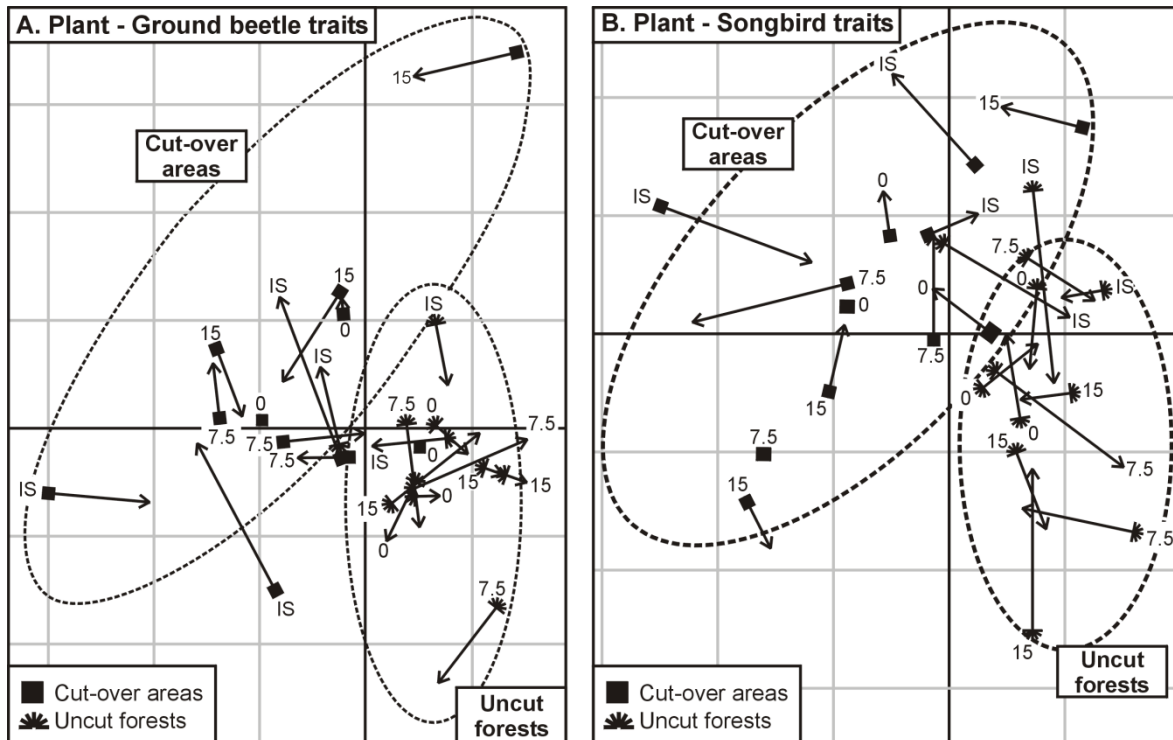


Figure 3.5: Co-inertia analyses comparing the distribution of plant and ground beetle (A) and plant and songbird (B) community trait compositions in the 24 experimental units (three blocks; four densities: 0, 7.5, 15 deer/km² and *in situ* (IS) density >27 deer/km²; two vegetation cover types: uncut forests and cut-over areas). Arrows link plant and animal trait communities. The arrow tail represents the plant traits and the head the animal traits, while arrow length indicates the strength of the relationship between both matrices. Short arrows indicate a strong relationship, long arrows a weak relationship.

Table 3.4: Two-way Analysis of Variance of the mean arrow length in the Co-Inertia analysis for the factors Deer density (0; 7.5; 15, *in situ* (IS) deer/km²) and Vegetation cover type (uncut forest and cut-over areas) and their interactions. The deer densities with the same letter in the column groups have the same arrow length.

Plants vs ground beetle traits						
ANOVA				LSD test		
Variable	Df	F	p-value	Deer density	Mean row length	Groups
Deer density	1	4.670	0.043	0	0.6991	a
Vegetation cover type	1	0.067	0.798	7.5	0.9746	ab
Deer density*Veget. cover type	1	1.812	0.193	15	0.9569	ab
Residuals	20			IS	1.332	b
				Least Significant Difference 0.479		
Plants vs songbirds traits						
ANOVA				LSD test		
Variable	Df	F	p-value	Deer density	Mean row length	Groups
Deer density	1	0.923	0.348	0	0.865	a
Vegetation cover type	1	1.402	0.250	7.5	1.074	a
Deer density*Veget. cover type	1	0.619	0.440	15	1.027	a
Residuals	20			IS	0.865	a
				Least Significant Difference 0.444		

Discussion

Our study is the first to identify functional syndromes generated by deer density, and especially deer reduction, in forest ecosystems among different taxonomic groups. As expected, we found evidence of a strong deer density syndrome in plants, and a weaker influence of deer reduction on ground beetles and songbirds. Similar results, i.e. low re-establishment of animal despite good re-establishment of plants, have been observed in other types of restored ecosystems, and have been mainly ascribed to the lack of heterogeneity in environmental conditions of restored sites despite vegetation recovery (Desrochers et al., 1998; Jansen, 2005).

The high deer density syndrome (HDD) found in plants includes species that reproduce vegetatively, as well as species with abiotic pollination and seed dispersal (small seeds dispersed by wind or gravity). These traits have previously been identified as an efficient strategy for ensuring persistence under foraging pressure by large herbivores (for example, Lavorel et al., 1997; Wiegmann & Waller, 2006; Díaz et al., 2007). As the boreal forest is known to be a semi-productive ecosystem (Whittaker, 1975; Malhi et al., 1999), this HDD syndrome can be associated, at least in part, to the stress-ruderal strategy within Grime's C-S-R theory (2001). Ruderal species, mostly grass and exotic plants, able to colonize disturbed ecosystems are indeed known to increase their fitness by using self-pollination and by producing a high number of small seeds (Baker, 1972; Šerá & Šerý, 2004) that can easily disperse and colonize newly available sites. This is also consistent with observation that graminoid plants, known to be stress tolerant and rapid colonizers, and to have below ground reserves (Mulder, 1999), thrive under the HDD conditions of our study site (Tremblay et al., 2006).

The reduced deer density (RDD) syndrome found in plants includes obligate seeders with brilliant flowers pollinated by animals and producing large seeds and fleshy fruits dispersed by birds or other animals, like *Rubus ideaus* and *Chamerion angustifolium*. Plants under RDD therefore seem to have the ability to invest in reproductive structures instead of developing defenses against herbivores (Grime, 1977; Herms & Mattson, 1992). The RDD syndrome found could thus be associated, at least in part, with the competitor strategy in Grime's C-S-R theory (2001). Competitive plants develop the ability to succeed in productive and undisturbed conditions where pollination by insects is an advantage (Grime, 1977). Investment in attractive flowers that foster pollination by insects may indicate higher insect abundance, usually favored in stable environments (Kevan & Baker, 1983; Šerá & Šerý, 2004). The RDD syndrome found also comprise species with erect foliage and high Raunkiaer life forms like phanerophyte, characteristics usually associated to competitive species (Grime, 2001).

Most of traits associated to RDD syndrome can be considered effect traits, since they likely contribute to a cascade effect that impacts other components of the ecosystem. This is supported in part by CoIA results, which showed that the association between plants and ground beetles was stronger as deer density decreased. At RDD, we found ground beetle species associated with moss substrates. Mosses may have been favored by reduced trampling (Van Der Wal & Brooker 2004) as well as by the more shaded and moist conditions (Gardner et al., 1997) created by the abundance of phanerophytes on sites with RDD (Tremblay et al., 2007). Moreover, plant RDD syndrome may have favored a more complex food chain, since we observed dominance of carnivorous ground beetles at RDD and granivorous ones at HDD, findings that concur with the fact that disturbances tend to affect carnivorous ground beetles more strongly than granivorous or omnivorous species (Barbaro & van Halder, 2009; Barton et al., 2011). Although few traits of ground beetle communities responded to deer density reduction, they were traits clearly associated to vegetation changes, highlighting the importance of effect traits in trophic interactions.

Our results suggest that songbird trait communities were not globally influenced by the reduction in deer density. Only two functional traits were associated to vegetation at mid-deer density in cut-over areas. These traits were related to foraging and nesting behavior in the canopy and were thus associated to tall vegetation structure rather than to specific effect traits of plants in the understory. Deer browsing is known to strongly reduce the occurrence of bird species dependent on the understory in boreal forests (Cardinal et al., 2012a), deciduous European woodlands (Perrins & Overall, 2001), and in the temperate coastal forests of the Haida Gwaii archipelago in western Canada (Allombert et al., 2005b). Although understory bird assemblages have been shown to recover successfully in deciduous forests (McShea & Rappole, 2000), the boreal forest seems less resilient to long-term deer overpopulation. Even strategic logging to foster the regeneration of key tree species does not result in the return of a functional bird guild associated with the shrub layer (Cardinal et al., 2012b). As bird mobility is not constrained at the scale considered in this study (Venier & Aubin, Unpublished Data), six years of regeneration seems insufficient to generate an understory dense and diverse enough to restore the bird traits community, despite the return of effect traits known to favor specific birds such as fleshy fruits.

Conclusion

After 100 years of local over-browsing, the boreal forest seemed able to recover some of the functional components fostering interaction between taxonomic groups within only six years of deer reduction. Plant traits reappearing after deer density reduction were indeed correlated with ground beetle traits. The abundance of carnivorous ground beetles at low deer density is an additional indicator of the re-establishment of more complex trophic interactions. For birds, six years was likely too short to enable the recovery of a vegetation

cover heterogeneous enough to attract naturally-associated understory birds. However, our approach can indicate changes in unstudied animal communities. Among others, pollinators are likely to have been favored at reduced deer densities as plants depending on biotic pollination for reproduction reappeared. Our study is one of the first multi-trophic investigations of forest resilience to high browsing intensity and was dedicated to a general understanding of the ecosystem capacity to recover from major disturbances. This approach could be complemented by a recent framework proposed by Lavorel et al. (In press), which aims to identify and test key trait-based mechanisms delivering specific ecosystem services. The approach disentangles response traits from effect traits of two trophic levels in order to capture functional relationship driving trophic interactions. Combining such specific investigation of trophic interactions with comprehensive system analyses such as the one presented here should lead to a better understanding of ecosystem resilience after environmental changes.

Acknowledgements

Funding for this research was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC)-Produits Forestiers Anticosti Industrial Chair (of Côté), the Ministry of Natural Resources and Wildlife of Québec (MRNFQ), NSERC discovery grants of Pellerin and Poulin, and an NSERC scholarship (A. G. Bell Canada Graduate Scholarships) to M. Bachand. We are grateful to the CSBQ for scholarships to M. Bachand. We thank all the field assistants for their help. We are grateful to É. Cardinal, J.-L. Martin, P.-M. Brousseau, C. Hébert and C. Cloutier for the data on birds and insects. We also thank J. Huot for his roles in establishing the experiment.

CHAPITRE 4:

Restoration of herbaceous plant communities in logged forests after deer population control

MARIANNE BACHAND, MONIQUE POULIN, STÉPHANIE PELLERIN, JEAN-PIERRE TREMBLAY &
STEEVE D. CÔTÉ

Résumé

La résilience des forêts aux prises avec des hautes densités d'herbivores a principalement été évaluée à partir de la restauration des assemblages d'espèces, mais plus rarement selon la composition de traits fonctionnels des communautés végétales. Nous avons évalué le succès de la restauration d'une sapinière à la suite d'une réduction expérimentale de la densité (0, 7,5, 15 cerfs/km² et la densité *in situ*) de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) après coupe forestière en utilisant une base de données à long terme de la succession végétale (2, 6 et 8 ans) et d'un écosystème de référence uniquement soumis à la coupe à très faible densité de cerfs. Nous avons utilisé des courbes de réponse principales (PRC) afin d'évaluer la succession des espèces et des traits fonctionnels. La succession survenant dans les peuplements après réduction de la densité de cerfs a conduit à une composition des espèces divergente de celle retrouvée aux densités *in situ*. Cependant, dans tous les cas, la composition des espèces ne tendait pas vers l'écosystème de référence. Toutefois, la réduction de la densité de cerfs mène à une composition en traits fonctionnels des communautés végétales de plus en plus semblable à l'écosystème de référence. Cette tendance a été attribuée à une plus grande abondance des espèces à fruits charnus ou des graines dispersées par les oiseaux et à la production de fleurs brillantes qui attirent les pollinisateurs, des traits favorisant les interactions multi-trophiques. Les sapinières semblent donc plus résilientes aux fortes densités d'herbivores en termes de composition en traits fonctionnels qu'en termes de composition en espèces.

Abstract

Forest resilience to high herbivore density has been evaluated mainly from the return of species assemblages, but more rarely using functional species traits. We assessed the success of an experimental reduction of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus* Zimm.) density (0, 7.5, 15 deer/km² and *in situ* deer density: ≥ 27 deer/km²) in logged balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stands using multi-year data on plant succession (2, 6 and 8 years after harvest) and a reference ecosystem logged as well, but at very low deer density. We used Principal Response Curves (PRC) to evaluate succession of species and functional traits. Succession occurring in stands under reduced deer density led to species composition diverging from those under *in situ* density but in all cases, species composition did not tend toward the reference ecosystem. However, reducing deer density made the functional trait composition of plant communities increasingly similar to the reference ecosystem. This trend was attributed to greater abundance of species with fleshy fruits or seeds dispersed by birds and producing brilliant flowers attracting pollinators, all traits favoring multi-trophic interactions. Balsam fir forests thus seem more resilient to high herbivore densities when using functional attributes of plant communities than species composition.

Introduction

Ecosystem recovery after a disturbance may be a slow process and restoration is often necessary to enhance the return of the ecosystem's main characteristics, such as biodiversity and functions, prevailing before the degradation (Jordan et al., 1987). In order to estimate ecosystem trajectory over time, the assessment of restoration efforts should rely on multi-year surveys which may be compared to a reference ecosystem (Ormerod, 2003). The use of a reference ecosystem has been suggested as a benchmark against which to evaluate the progress in time of the restored ecosystem to facilitate the evaluation of the restoration success (Egan & Howell, 2001). Reference ecosystems could be simply defined as those that have not sustained degradation that the restoration is intended to redress (Benayas et al., 2009). Ideally they should also be located in the same geographic region, be characterized by a similar stage of succession, disturbance regime, structure and function as the restored sites prior to degradation (Allen et al., 2002; Brye, 2003). In some restoration programs, disturbances such as fire and logging are used to promote ecosystem recovery. For example, selective logging is often used in conjunction with animal population control to facilitate forest regeneration in areas subjected to intense herbivory (Struhsaker et al., 1996; Horsley et al., 2003; Beaupré et al., 2005). In these cases, the reference ecosystem should consist in sites subjected to selective logging, but where the targeted herbivore populations have been at low density or absent. Accordingly, the Principal Response Curve analysis (PRC) could be used as it enables the use of a dynamic reference ecosystem such as sites under succession after logging. More precisely, PRC expresses the main characteristic measured (e.g., species composition) as deviations from a reference value that does not have to be constant in time (van den Brink & ter Braak, 1999; Leps & Smilauer, 2003).

In addition to difficulties associated with reference ecosystem availability, the evaluation of restoration success has remained challenging, often due to imprecise restoration objectives (Kentula, 2000). Defining clear restoration goals will dictate parameters to be measured and the time duration of the monitoring program (Anand & Desrochers, 2004). For example, restoring forests for timber production may entail a focus on tree regeneration and productivity (Fries et al., 1997), whereas restoring forests to extend wildlife habitat may prompt surveys of vegetation structure and animal occurrences (Wenhua, 2004). When the restoration goal is to recreate a particular vegetation type, the whole species composition is usually compared to a reference ecosystem (Zimmermann & Kienast, 1999). However, this species-based approach faces major trade-offs when the reference ecosystem is sub-optimal such as when located far enough from the restored site to lead to species regionality issues (Keddy, 1992). In addition, an approach focused on species composition may fail to provide insight on ecosystem processes underlying vegetation recovery (Díaz & Cabido, 2001; Garnier et al., 2004). Using species life-history traits or functional traits as a complement to the species compositional

approach may help ascertain the processes controlling the establishment of restored communities and determine the resilience capacity of the ecosystem (Woodward & Diament, 1991; Barbaro et al., 2001; Pywell et al., 2003).

Functional traits are characteristics possessed by a species linking it to its preferred environment through its morphological, physiological and phenological traits (Violle et al., 2007). Functional traits thus determine the potential for a species to be found in a given site and, in a restoration context, may reflect ecological filters controlling the return of a species at a site (Lavorel et al., 1997; Funk et al., 2008). In conjunction with multivariate analyses, the trait-based approach can help clarify the community assembly dynamic and has thus gained popularity for evaluating restoration success (Pywell et al., 2003; Sandel et al., 2011; Tullos et al., 2009; D'Astous et al., In press). However, most studies have looked at species performance after seeds or seedling introduction and very few have used the functional approach in a restoration context where the focus of restoration was to assess the resilience of the whole plant community after restoration (Hérault et al., 2005; Aubin et al., 2008; Laliberté et al., 2010; D'Astous et al., In press; Hedberg et al., In press).

In this study, we aimed to evaluate the effects of a restoration project set up to promote the regeneration of herbaceous communities associated with balsam fir stands, following a long history of overabundant herbivore populations. Restoration consisted in reducing white-tailed deer density, and was evaluated using both unrestored sites with high *in situ* density and a reference ecosystem where deer has never been abundant. All sites were recently logged balsam fir stands subjected to plant succession. Our specific objectives were 1) to determine whether reducing deer density changes plant succession trajectory subsequent to logging, compared to unrestored sites, and if so, 2) to determine whether the succession of species and trait composition of logged stands, with reduced deer densities, was similar to the succession occurring in the reference ecosystem.

Material and methods

Study area

The project was carried out on Anticosti Island in the Gulf of St. Lawrence (49° 28' N 63° 00' W; Fig. 4.1). About 220 white-tailed deer were introduced on the predator-free island in 1896-97. White-tailed deer was the first large ungulate on the island. The population proliferated, becoming very abundant (>20 deer/km²) in less than 30 years (Potvin et al., 2003). Anticosti Island is a south-dipping cuesta composed of sedimentary rocks, mainly Ordovician and Silurian limestones (Beaupré et al., 2005). The island is composed of two distinct physiographic units: a central plateau reaching 313 m above the sea level (a.s.l.) and coastal lowlands (<150 m a.s.l.). The site has alterites, glacial deposits and undifferentiated till as shallow surface repositories (Brais et al., 2009). The

climate on Anticosti is maritime and characterized by cool summers and long but relatively mild winters (Grondin et al., 2007). The mean air temperatures range from -13°C (January) to 14°C (July) and the mean annual rainfall and snowfall reach 610 mm and 328 cm, respectively (Environment Canada, 2012).

Anticosti's forests belong to the boreal zone and are part of the eastern balsam fir – paper birch (*Betula papyrifera* Marsh.) bioclimatic region (Saucier et al., 2009). The forests were naturally dominated by balsam fir, black spruce (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb.) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss), with deciduous tree species, such as paper birch, quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) and balsam poplar (*Populus balsamifera* L.), occurring sporadically. Despite the short history of deer herbivory on the island, the impacts of deer browsing on the composition and dynamics of forest ecosystems are extensive. For instance, the area covered by balsam fir stands, a key habitat for deer winter survival, has been reduced by about half during the last century and replaced by white spruce stands (Potvin et al., 2003). The shrub and herbaceous layers have also been almost entirely extirpated but used to be characterized by species such as mountain maple (*Acer spicatum* Lam.), wild sarsaparilla (*Aralia nudicaulis* L.), fireweed (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub), yellow clintonia (*Clintonia borealis* (Ait.) Raf.), red-osier dogwood (*Cornus stolonifera* Michx.), beaked hazelnut (*Corylus cornuta* Marsh.), wild lily-of-the-valley (*Maianthemum canadense* Desf.), red raspberry (*Rubus idaeus* L.), Canada yew (*Taxus canadensis* Marsh.) and northern starflower (*Trientalis borealis* Raf.) (Pimlott, 1963; Potvin et al., 2003).

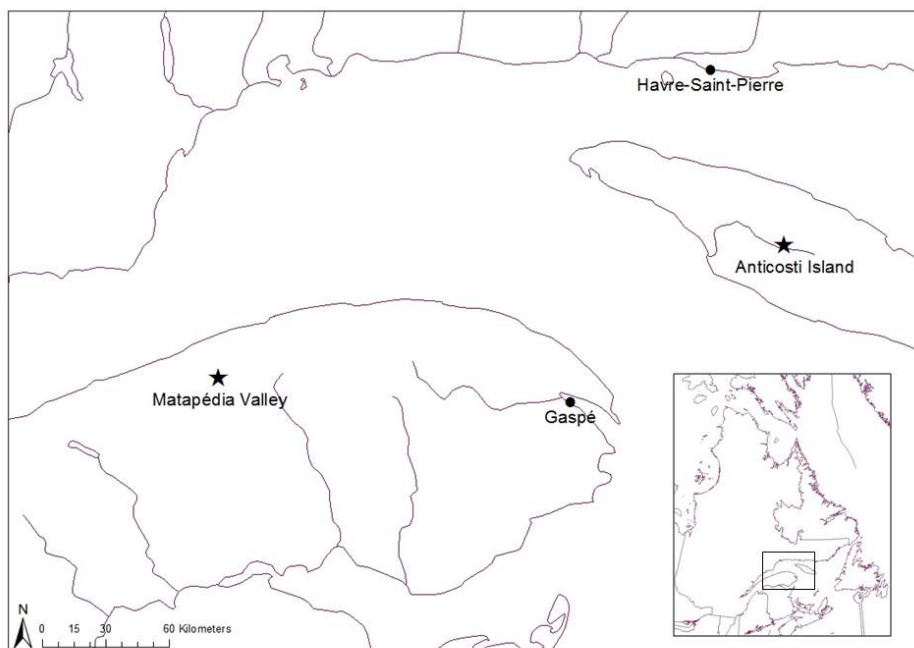


Figure 4.1: Localisation of the study area.

Control of deer density

Our study utilized the infrastructure of a long-term experiment that was initiated in 2001 and designed to investigate the impact of reducing deer density on plants, insects and songbirds determine deer density compatible with forest regeneration (Tremblay et al., 2006; Cardinal et al., 2012a, Brousseau et al., 2013). The original design encompasses both uncut forests and cut-over areas. As plant responses in uncut forests are slow, we chose to focus on cut-over areas for the current study on plant succession. The experimental design was composed of four main plots of different deer densities, replicated in three complete randomized blocks located 4 to 71 km apart. Each block consisted of three large enclosures with reduced deer densities (0, 7.5, 15 deer/km²) and a control situation outside the fences (*in situ* densities: 27, 56 and 56 deer/km²). To control deer density, all deer were removed from all enclosures each year. No deer were reintroduced in a 10-ha enclosure (0 deer/km²), whereas three deer were stocked in each of the two other enclosures, one measuring 40 ha (7.5 deer/km²) and the other 20 ha (15 deer/km²). Deer (mainly yearlings but also adults) were captured in early spring each year, released within enclosures and culled in late autumn. Deer enclosures were closely monitored to detect and subsequently repair any broken fences, and thereby impede intruders as well as deer escape, injury or fatality. Deer stocking began in 2002 and was repeated annually until 2009. The *in situ* deer densities were monitored on unfenced sites using distance sampling of summer pellet groups on permanent transects cleared of feces each spring (Tremblay et al., 2006). In each experimental unit, all trees >9 cm at breast height had been removed from over 70% of their surface. Cutblocks-over have been used on Anticosti as a catalyst to stimulate balsam fir regeneration since 1995 (Beaupré et al., 2005).

Reference ecosystem

All balsam fir stands have been highly impacted by deer overbrowsing on Anticosti Island (Potvin et al., 2003; Tremblay et al., 2007). Consequently, no stand could be used as an unbrowsed reference ecosystem. Therefore, we selected a reference ecosystem within the eastern Balsam fir – Paper birch bioclimatic domain with no history of high herbivory pressure by white-tailed deer or another ungulate. This site is located in the Casault hunting zone in the Matapédia Valley (66°45' N, 48°53' W; Fig. 4.1) where white-tailed deer density is very low and strong harvest pressure also maintain moose at low density (Lamoureux, 2007). The reference ecosystem presents geology and bioclimatic conditions similar to those found on Anticosti Island. It rests upon sedimentary rocks with low to medium volcanic metamorphism, and has alterites, glacial deposits and undifferentiated till as shallow surface repositories (Brais et al., 2009). The topography of the reference site ranges from 80 to 600 m a.s.l. The climate is pre-humid sub-boreal with cool summers and cold winters. The mean air temperature ranges from -14°C (January) to 18°C (July) and mean annual rainfall and snowfall reach 766 mm and 436 cm, respectively (Environment Canada, 2012). Finally, the reference ecosystem has undergone similar cut-over practices (cutting with protection of regeneration and soils) than Anticosti Island.

Sampling procedures

Plant communities on Anticosti Island were surveyed every year after the establishment of the experiment in 20 permanent quadrats (10 × 10 m) that had been randomly positioned in 2001 in each of the 12 experimental units (four deer densities × three blocks). We surveyed the herbaceous layer in two 1 × 1 m subquadrats randomly localized in each permanent quadrat for the first year and followed for four additional years (2003, 2004 and 2007 and 2009). In each subquadrat, the horizontal cover of each vascular plant species was estimated according to 12 classes (<1, 1–5, 10 classes up to 95, 95–100%).

In the reference ecosystem multi-year data on the same sites after logging were not available. We therefore used a space for a time substitution (chronosequence) approach (Pickett, 1989). Nine cutover areas were identified and formed a chronosequence of two (logged in 2006-2007), six (logged in 2002) and twelve (logged in 1995-1996) year stands. The mean distance between the different sites was 9.7 ± 5.4 km. Three stands per age class were selected as experimental units. In 2008 and 2009, 10 transects with random start points and bearing were established in each experimental unit. The herbaceous composition was evaluated using the point-intercept method (Jonasson, 1988). All herbaceous species intercepted by the projection of a vertical rod were recorded every 50 cm along a 10-m transect (20 points/transect for a total of 200 points for each experimental unit). We then calculated the number of hits for every species to estimate its occurrence.

Plant traits

Each species was described in terms of its functional traits, including both biological traits related to morphology, reproduction and dispersal, as well as performance traits related to resource use (Violle et al., 2007). We also used the status (exotic or indigenous), since exotic species are often associated with disturbed environments. We selected 19 traits (Table 4.1) from the TOPIC database (<http://topic.mcan.gc.ca>). To meet statistical analysis assumptions, all traits were coded numerically (see table 4.1 for details).

Statistical analyses

All statistical analyses were performed using R version 2.15.2 (R Development Core Team, Vienna, Austria). Rare species (surveyed only at one sub-quadrat or point) were removed from the species abundance matrix and a Hellinger transformation was applied to the matrix in order to control for double absence (Legendre & Gallagher, 2001). To determine whether reduced deer densities changed the plant composition trajectory following logging, we compared the sites where deer density was reduced to unrestored sites (*in situ* deer density) on Anticosti Island, using a Principal Response Curves analysis (PRC). A PRC is a particular redundancy analysis for which the measured attributes (e.g., species composition) for a given treatment are expressed as deviations from a comparison benchmark, at different times (van den Brink & ter Braak, 1999; Lepš & Šmilauer, 2003). Here, we used unrestored stands at *in situ* deer density as a comparison benchmark.

The PRC analysis displays three sets of curves, each representing the different trajectories of community composition of the three reduced deer density stands over time, against the composition of the unrestored sites (*in situ* density). Although the community composition of the *in situ* sites was dynamic in time because it was subjected to regeneration processes following a logging event, it was nevertheless set as a relative constant benchmark in the PRC analysis against which to compare the response curves of reduced deer density. In addition to the curves, the respective scores of each species are displayed along a vertical axis, indicating how strongly each species is correlated with the temporal patterns displayed by the curves, thus illustrating the main drivers of the successional patterns. The significance of the first axis of the graph was statistically tested using 999 Monte Carlo permutation tests. To establish if the different curves were significantly different from each other, we first tested the interaction between year and deer density for the complete PRC. Because it was not significant, and thus all curves were parallel, we compared each curve to one another with Tukey's multiple comparison tests.

We also used a PRC analysis to determine whether the succession of species composition in logged stands under reduced deer density was more similar to the succession occurring in the reference ecosystem submitted solely to logging (with no history of high deer density) than was the succession in unrestored stands (*in situ* deer density). We used the reference ecosystem in Matapédia Valley as the comparison benchmark. Because the datasets from the experimental site and the reference ecosystem were obtained using different survey methods, we ensured comparability between datasets, by calculating the relative contribution of each species to its community (π). The data table presents sites in rows and species abundance (restored site) or occurrence (reference ecosystem) in columns. Each species occurrence or abundance was divided by the row sums (Legendre & Gallagher, 2001). We coded both the 8 year stands from Anticosti and the 12 year stands from the mainland reference ecosystem as >8 years. We used Tukey's multiple comparison tests for detecting statistical differences between curves.

Although Anticosti and Matapédia Valley sites are part of the same bioclimatic region, they show inter-regional species differences. We therefore used a composition of functional traits to compare succession after logging under both unrestored (*in situ* deer density) and reduced deer density to the succession occurring in the reference ecosystem (Matapédia). The species abundance matrix was combined with the traits matrix to generate a weighted mean value matrix (CWM) containing mean trait scores for each site (Garnier et al., 2004). The CWM quantifies the trait values of the dominant species found in a community. This measure has been identified as an important metric component of trait assemblages for assessing changes in trait composition within communities under environmental pressure (Ricotta & Moretti, 2011). Using the new CWM matrix we conducted a new PRC analysis.

Table 4.1. Description and code for the plant functional traits used in the statistical analysis.

Trait	Code	Type	State
Morphology			
Foliage persistence	PFO	Binary	
Foliage structure	SFO	Ordinal	0. no leaf, 1. rosette, 2. graminoid, 3. erect leaves, 4. decumbent, 5. erect leafy stem, 6. one stem, 7. multi-stem
Raunkiaer life form	RAU	Ordinal	1. therophyte, 2. geophyte, 3. hemicryptophyte, 4. chamaephyte, 5. micro/nano phanerophyte, 6. mega/meso phanerophyte
Rhizome	RHI	Binary	
Storage organ	STO	Binary	
Physical defence	DEF	Binary	
Life cycle	LCY	Ordinal	1. annual, 2. biannual, 3. perennial
Reproduction and dispersal			
Principal means of reproduction	VEG	Ordinal	1. seeds only, 2. vegetative propagation possible but mostly by seeds, 3. mostly by vegetative propagation
Inflorescence type	TFL	Ordinal	1. no flower, 2. solitary, 3. spike or cluster, 4. composed
Inflorescence color	CFL	Ordinal	1. no flower, 2. green, brown and black, 3. white, 4. other colors
Flowering phenology:			
Spring	SPR	Binary	
Summer	SUM	Binary	
Fall	FAL	Binary	
Cleistogamy	CLE	Binary	
Pollinator vector:			
Abiotic	POA	Binary	
Biotic	POB	Binary	
Auto-pollination	PON	Binary	
Seed size	SES	Quantitative	
Seed production	SEP	Quantitative	
Seed dispersal vector :			
Wind	WIN	Binary	
Endozoochore	END	Binary	
Epizoochore	EPI	Binary	
Ant	MYR	Binary	
Bird	BIR	Binary	
Expulsion	BAL	Binary	
Gravity	GRA	Binary	
Dispersule type	DIT	Ordinal	1. spore, 2. dried fruit, 3. fleshy fruit
Habitat and resource use			
Light requirement	HEL	Ordinal	1. shade tolerant, 2. mid tolerant, 3. intolerant
Status			
Status	STA	Binary	0. indigeneous, 1. exotic

Results and discussion

The reduction of deer density had an immediate effect on species composition (Table 4.2) and changed the succession trajectory of regenerating stands through time in comparison to *in situ* deer density (first axis explained 75% of the variance, $p < 0.001$; Fig. 4.2). Yet, a complete eradication of deer was necessary to significantly change the species composition of regenerating stands after eight years (Stat=6.772, $p=0.005$). In fact, while the reduction of deer density to intermediate levels (7.5 and 15 deer \cdot km²) showed a similar temporal trend to stands with complete deer eradication, the species composition in these two treatments did not significantly differ from the plots at *in situ* deer density after 8 years (Fig. 4.2). Along the right vertical axis of the PRC, the negative values of *Chamerion angustifolium*, *Cornus canadensis*, *Rubus pubescens*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum canadense*, *Fragaria virginiana* and *Rubus idaeus* indicate that they were favored by deer density reduction (Fig. 4.2). These species responsible for the divergence of stands after deer eradication are known to be preferred by ungulate herbivores (Daigle et al., 2004; Mathisen et al., 2010; Dostaler et al., 2011) and associated with young balsam fir stands (Archambault et al., 1998). On the opposite, Gramineae spp., *Pteridium aquilinum*, *Cirsium arvense*, *Carex* spp. and *Gymnocarpium dryopteris* had high positive values, indicating that they were fostered by conditions under *in situ* deer density (right axis of Fig. 2). Graminoids and ferns, as *Pteridium aquilinum*, have been shown to benefit from heavy browsing pressure (Cooke & Farrel, 2001; Rooney, 2001). Many ferns are avoided; possibly because of leaf tissue chemistry (Rooney & Dress, 1997) and graminoids have basal meristems and silica in their leaves, making them tolerant to browsing (Coughenour, 1985). *Cirsium arvense* is an herb that possesses physical defenses, which may explain its association with high deer densities (Tremblay et al., 2006). These species could be used as indicators of unsuccessful control of deer densities in boreal forests.

Although reducing deer density fostered plant succession, the species composition was still different from the reference ecosystem for all deer densities after eight years of regeneration (51% explained by the first axis; $p < 0.001$; Fig. 4.3A). The species composition under *in situ* deer density differed the most from the reference ecosystem (Stat=10.765; $p=0.005$) and was also different from the composition under complete deer exclusion (Stat=6.772; $p=0.005$). More specifically, the cover of *Rubus idaeus*, *Oxalis montana* and *Cornus canadensis* remained lower than in the reference site, while the covers of Graminaea, *Rubus pubescens*, *Coptis trifolia*, *Cirsium arvense* were higher than in the reference site. Our analyses revealed that reducing deer density, and even completely eradicating deer, does not allow the species composition to return to a representative balsam fir stand. The restoration is thus unsuccessful in terms of species composition. Two main reasons could explain this result. First, Anticosti Island and Matapédia Valley are geographically distant and may have some variations in their disturbance regimes and therefore may contain some species inherent to their specific climatic and edaphic conditions. The mainland reference ecosystem may thus be only partially representative

of the desired restored ecosystem. Second, eight years of reduced deer density may not be sufficient to allow the complete recovery of natural herbaceous plant succession characteristics found in balsam fir stands. In that regard, the long history of chronic heavy browsing pressure on Anticosti Island may have eradicated some plant species without persistent seed banks (Deveny & Fox, 2006) thus lowering the probability of their return in deer density controls.

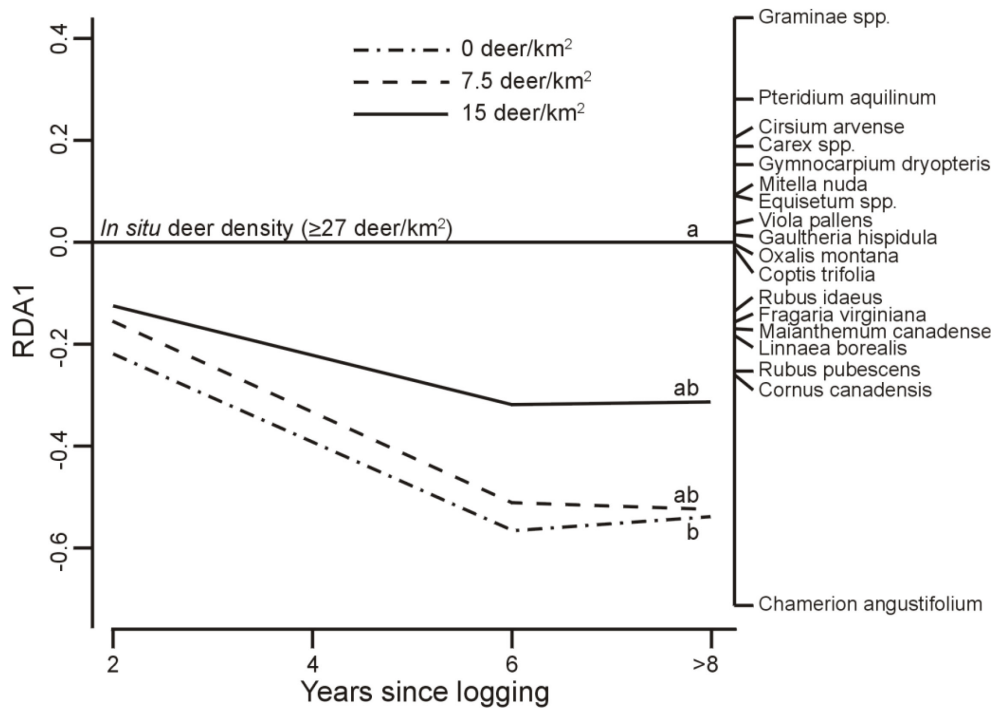


Figure 4.2: Principal Response Curves showing the changes through time in the abundance of plant species at different levels of reduced deer density in comparison to *in situ* deer density expressed as a canonical coefficient on the first redundancy axis. The lines with the same letter are not significantly different according to Tukey's tests. On the right side of the graph, the vertical axis displays the species scores. Only the most abundant taxa are shown.

Table 4.2: Permutation tests of the Principal Response Curves analysis between years. for species and trait compositions of two reference ecosystems.

Response variable	Reference ecosystem	DF	Stat	p-value	
Species composition	<i>In situ</i> deer density	Density	3	3.0785	0.01
		Density*Year	6	0.4413	1.00
		Residuals	24		
Species composition	Gaspésie	Density	4	6.5241	0.01
		Density*Year	8	0.7750	0.79
		Residuals	29		
Traits composition	Gaspésie	Density	4	5.6532	0.01
		Density*Year	8	0.2951	0.98
		Residuals	29		

In the assessment of plant traits rather than species, we found that decreasing deer density changed the traits composition (Table 4.2) by reducing the abundance of plants with wind-dispersed seeds, high seed production, spring flowers, rhizomes and storage organs. In addition, the effect increased with deer reduction (Fig. 4.3B). These traits are known to represent adaptations to browsing and may have cascading effects on other taxa because they have been shown to hinder plant-animal interactions (Lavorel et al., 1997; Diaz et al., 2007; Moretti & Legg, 2009; Bachand et al., submitted). On the opposite, reducing deer density favored perennial species with evergreen foliage, fleshy fruits, brilliant flowers, that need biotic pollination or that have seed dispersed by birds. However, these traits are still more dominant in the reference ecosystem than in any of the treatments. This indicates that even complete eradication of browsing does not lead to a functional plant community typical of balsam fir stands under regeneration. If the restoration of traits composition does not reach the management objective, new interventions may be necessary to improve the actual management method such as plantation or seed introduction. For example, plant communities on abandoned agricultural lands remain impoverished in herbaceous species characteristic of uncleared forests. Using tree plantation in addition to the abandonment of agriculture allowed a recovery of productive forests in less than 50 years and made their species composition similar to the ones found in natural forests of the same geographical region (Newmaster et al., 2006). On the other hand, Aubin et al. (2008) showed that functional traits of herbaceous communities from conifer plantations in abandoned land are different from mature northern hardwood forests and suggested when understory environmental conditions are favorable, reintroducing forest herbs that have high conservation value and low seed dispersal capacity, for example, spring-flowering herbs. Also, plantation of indigenous species represents a solution to restore a functional herbaceous community on Anticosti Island. Plantation of *Abies balsamea* is already used in enclosure where regeneration of balsam fir is insufficient

(Faure-Lacroix, 2012). Studies on the impact of this practice on herbaceous community are ongoing. Moreover, an experiment on seed bank of Anticosti Island showed that some species present in the seed bank do not germinate when deer density is reduced (internal data). Further studies are needed to know if scarification after clear-cutting may help those species to germinate.

Conclusions

Our study showed that reducing deer density allows succession in logged Balsam fir stands but that the species composition did not converge towards the composition of a reference ecosystem where large ungulates have historically remained at low density. Yet, functional trait composition seems to better reflect the resilience capacity of Balsam fir forest as it converged towards the reference values, although not completely. Tremblay et al. (2006) found that deer densities between 7.5 and 15 deer km⁻² should be sufficient to maintain the biomass of several plant species associated with balsam fir forests on Anticosti Island. According to our results, we believe that a stronger deer density reduction (<7.5 deer km⁻²) may be required if specific functions of balsam fir stands are to be restored. In general, the use of functional traits rather than species composition facilitates interregional and large-scale comparisons (Aubin et al., 2007). Pakeman (2004) have successfully showed consistency in plant trait response to different grazing regime with data from 10 diverse sites widespread in Scotland which was not found for species composition. The use of a reference ecosystem to compare data from their own system offers managers a tangible goal to achieve when attempting the restoration of forests. Our study indicates that the focus of further studies, particularly in forests impacted by overabundant herbivores, should be on functional traits as opposed to the more traditional approach of species composition

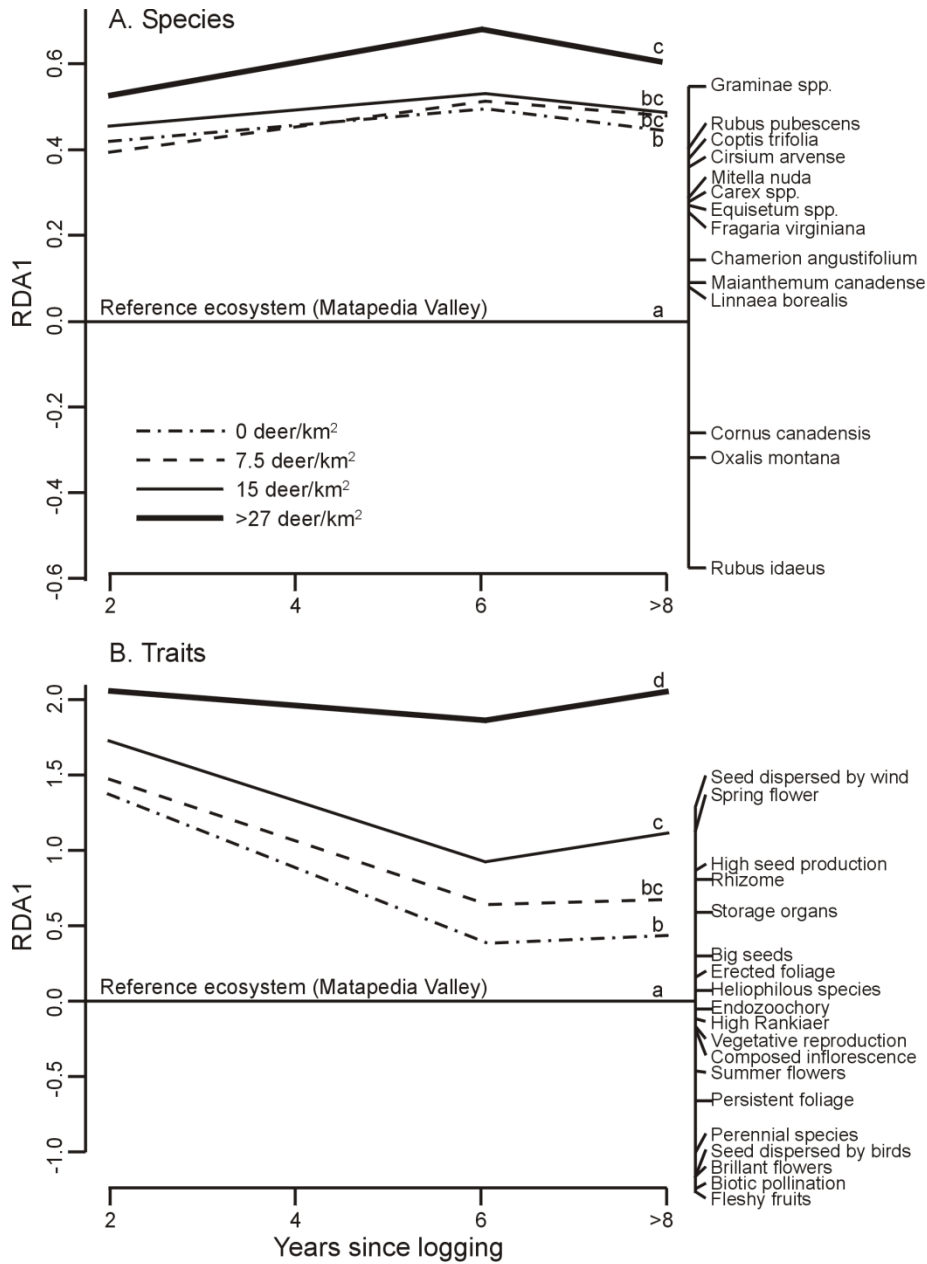


Figure 4.3: Principal Response Curves showing the succession throughin time of plant species (A) and plant functional traits (B) under different levels of deer densities in comparison to the reference ecosystem expressed as a canonical coefficient on the first redundancy axis. The lines with the same letter are not significantly different according to Tukey's tests. On the right side of the graph, the vertical axis displays the species scores. Only the most abundant taxa are shown.

Acknowledgements

Funding was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC)- Produits forestiers Anticosti Industrial Chair to SDC, the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune

du Québec. MB received scholarships from NSERC, Centre de la Science de la Biodiversité du Québec and Centre d'études Nordiques as well as support from NSERC grants to MP and SP. We also thank J. Huot for their pivotal roles in establishing the controlled browsing experiment. We thank P. Legendre who gave useful advice on statistical analyses.

CHAPITRE 5:

Sensitivity of diversity measures to vegetation change after disturbance removal.

MARIANNE BACHAND, MONIQUE POULIN, STÉPHANIE PELLERIN, MARCO MORETTI, ISABELLE AUBIN
& STEEVE D. CÔTÉ

Résumé

Il existe une multitude de mesures et d'indices pouvant être utilisés pour déterminer l'impact de perturbations sur la biodiversité. Les mesures fondées sur la diversité des espèces ont été largement utilisées, mais commencent à être controversées, car les différences de composition des espèces et de caractéristiques physiques ou climatiques de divers sites conduisent à de multiples voies de réponse à la suite d'une perturbation. La mise au point de mesures liées à la diversité fonctionnelle est en augmentation et celles-ci sont considérées comme un élément important de l'écologie pour étudier les effets des perturbations sur différents écosystèmes. Utiliser seulement une ou quelques mesures de diversité peut conduire à une mauvaise interprétation de l'effet d'une perturbation. Nous avons cherché à comparer les réactions des différentes mesures de la diversité spécifique et fonctionnelle à une perturbation spécifique : la surabondance des grands herbivores dans une forêt boréale. L'étude s'appuie sur un dispositif expérimental de broutement contrôlé établi en 2001 sur l'île d'Anticosti, où trois réductions de densités (0, 7,5 et 15 cerfs/km²) de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) ont été reproduites dans trois blocs complets et comparées aux densités *in situ* allant de 27 à 56 cerfs/km². Les plantes ont été inventoriées six ans après la mise en place des exclos. Nous avons employé trois mesures univariées de la diversité des espèces (richesse spécifique, indices de Shannon et Simpson) ainsi qu'une mesure multivariée (composition en espèces). Nous avons également utilisé trois indices multivariés de la diversité fonctionnelle soit la moyenne pondérée des traits de la communauté (CWM), l'indice de Rao et la dispersion fonctionnelle (FDis). La densité de cerfs n'a pas eu d'impacts significatifs sur les trois indices univariés de la diversité spécifique. Par contre, elle a significativement affecté la mesure multivariée de la diversité spécifique ainsi que celles de la diversité fonctionnelle. Le CWM nous a révélé les principales caractéristiques de la végétation le long du gradient de densité de cerfs. Les indices Rao et FDis ont fait ressortir les traits qui présentaient une diminution de leur variabilité à densité de cerfs faible et élevée. Une faible variabilité de certains traits peut nuire à la résilience d'un écosystème face à une nouvelle perturbation. L'utilisation de plus d'un indice de diversité paraît essentielle pour mettre en évidence l'impact de la densité de cerfs sur la diversité spécifique et fonctionnelle de la forêt boréale.

Abstract

A multitude of measures and indices exist to assess the impact of disturbances on biodiversity. Different measures based on species diversity have been widely used and cited in the literature. However controversies concerning these measures arise when differences in species composition, site characteristics or climate, lead to multiple response pathways to a disturbance. The development of measures linked to functional diversity is increasing and is considered an important concept in ecology for studying the effects of disturbances on different ecosystems. Using only one or a few specific diversity measures may lead to misinterpretations of the impacts of a disturbance. We aimed to compare the response of different species and functional diversity measures to a specific disturbance; the overabundance of large herbivores in a boreal forest. The study relied on controlled browsing enclosures established in 2001 on Anticosti Island, where three white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) density reduction treatments (i.e. 0, 7.5 and 15 deer/km²) were replicated in three complete blocks and compared to natural densities in the range of 27 to 56 deer/km². We surveyed plant species diversity and functional traits six years after the enclosures were built. We used three univariate measures of species diversity (Species Richness, Shannon's index and Simpson's index) and one multivariate measure (species composition). We also used three multivariate indices of functional diversity: the community weighted-mean (CWM), the Rao Index and the functional dispersion (FDis). The three univariate indices of species diversity were not significantly influenced by deer density but all of the multivariate measures presented significant changes in relation to deer density. Species composition allowed us to identify which species were associated with reduced and high deer densities. CWM gave us the main characteristics of the vegetation along the gradient of deer density. Rao and FDis indices indicated which traits presented a low variability at reduced and high deer densities. The reduction of the trait variability may indicate a loss of resilience after disturbance. Using multiple measures of diversity was essential to highlight the impacts of deer densities on species diversity and functional diversity in a boreal forest.

Introduction

Although biodiversity is a well-known and widely used concept, it remains difficult to measure precisely because of its intrinsic complexity (DeLong Jr., 1996). Biodiversity has multiple components and can be measured at a genetic, species or ecosystem scale (CBD, 1992). Other components may also include behavioral diversity (Stone et al., 1994), taxic diversity (Bisby et al., 1995) and functional diversity (Diaz & Cabido, 2001). Therefore, different indices or measures have been developed to qualify and quantify the various components of biodiversity.

At the species level, traditional measures of diversity rely upon species richness (number of species) as well as on Shannon's and Simpson's indices (Hurlbert, 1971; Peet, 1974). The two later indices are the number of species weighted by their relative abundance (evenness). The Shannon index is sensitive to fluctuations in less common species while the Simpson index is sensitive to fluctuations in abundant species (Nagendra, 2002). Widely used in ecology, these measures of species diversity are relatively easy to understand and simple to calculate or evaluate (Nagendra, 2002), but retain only a small portion of the available information on species biodiversity (Magurran, 2004).. Traditional diversity measures may not adequately capture the aspects of biodiversity most relevant to ecosystem stability and functionality of ecosystems facing disturbance (Cadotte, 2007),

More recently, functional diversity, describing the variation of response to environmental among species, has been recognized as a determinant key of ecosystem response to disturbance (Hooper et al., 2005; Grime, 2006; Gerish et al., 2012). As compared to measures of species diversity, measures of functional diversity tend to be correlated more strongly to ecosystem functions such as productivity (Hooper et al., 2005), biogeochemical cycles (Waldbusser et al., 2004), and disturbances such as land use (Landsberg et al., 1999; Kahmen et al., 2002), fire (Moretti & Legg, 2009), and grazing (Lavorel et al., 1999; Diaz et al., 2001). Functional diversity can be expressed as the abundance, range, and dispersion of morphological, phenological or physiological traits that influence the fitness of organisms in an ecosystem (Violle et al., 2007). It involves different components, analogous to species diversity like functional richness, functional evenness, functional dispersion, and functional divergence (Mason et al., 2005; Laliberté & Legendre, 2010). Several measures have been developed to evaluate such components, emphasizing different aspects of the distribution of traits among communities such as their mean or variance. The community-weighted mean of traits (CWM; Garnier et al., 2004), the Rao's quadratic entropy (Rao index; Rao, 1982) and the FDis index (Laliberté & Legendre, 2010) are the main measures used to estimate functional diversity. The CWM is based on the idea that characteristics of the most abundant species determine ecosystem processes. It is calculated as the average

of trait values weighted by the relative abundance of each species (Grime, 1998; Garnier et al., 2004). The Insurance Hypothesis (Johnson et al., 1996) suggests that an ecosystem containing species that perform similar functions, but that respond differently to environmental factors (have different traits) can help to maintain its stability in response to environmental fluctuations (Yachi & Loreau, 1999). On the other hand, several authors have suggested using functional trait dispersion (response variability) in a community as an indicator of ecosystem resilience (Rao, 1982; Pavoine & Dolédec, 2005; Lepš et al., 2006; Laliberté & Legendre, 2010). Both the Rao index and the FDis measure the functional dispersion, but the FDis index is independent of species richness and less sensitive to outliers as opposed to the Rao index (Laliberté & Legendre, 2010).

Functional diversity aims to understand the drivers of a community's response to a specific disturbance yet few empirical studies have compared the diverse measures available to evaluate functional diversity (Schleuter et al., 2010; Gerisch et al., 2012). Comparing measures of species and functional diversity along with empirical data is needed to understand the ecological meaning and the sensitivity to community changes of these measures. Forests facing an overabundance of cervid populations provide excellent opportunities to assess the sensitivity of diverse measures of species and functional diversity to disturbances. Disturbances caused by browsing are a driving force controlling plant regeneration as well as the maintenance of associated animal species (Côté et al., 2004). Depending on the level of alteration imposed by cervids, forests may lose their resilience, i.e. their capacity to absorb new disturbance without facing reversible changes of their initial composition, structure, functions, and regulation mechanisms (Walker et al., 2004). The goal of this study was to evaluate the sensitivity of different measures of species and functional diversity to better detect changes in vegetation following different density controls in a boreal forest facing an overabundance of deer.

Material and methods

Study site

The study was carried out on Anticosti Island (7 943 km²) in the Gulf of St. Lawrence (Quebec, Canada; 49° 28'N and 63° 00'W). The climate is maritime and characterized by cool summers and long but relatively mild winters, with mean temperatures ranging from -13 °C in January to 14 °C in July (Grondin et al., 2007). In 1896-97, approximately 220 white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) were introduced on this island, where there were neither predators nor other large ungulates (located ca. 70 km north of the north-eastern natural limit of the species' distribution range). The deer population increased dramatically, reached a peak about 30 years after its establishment and then gradually stabilized at the current level (>20 deer/km²), with fluctuations related to winter severity occurring annually (Potvin & Breton, 2005).

The forests of Anticosti are located in the boreal zone and are part of the eastern Balsam Fir (*Abies balsamea*) – Paper Birch (*Betula papyrifera*) bioclimatic region (Saucier et al., 2009). They are naturally dominated by *Abies balsamea*, *Picea glauca* and *Picea mariana*, while deciduous tree species (*B. papyrifera*, *Populus tremuloides*, *Populus balsamifera*) occur sporadically. Sustained heavy browsing dramatically modified the composition and structure of Anticosti forests (Potvin et al., 2003). Palatable shrubs were virtually eradicated (Tremblay et al., 2005), the understory is generally sparse and very open and Balsam Fir dominated stands were gradually converted into White Spruce (*P. glauca*) stands and White Spruce parklands (Potvin et al., 2003; Barrette et al., unpublished data).

Experimental design

Our study benefited from the infrastructure of a long-term experiment that was initiated in 2001 and designed to investigate the impact of reduced deer densities on the reproduction and growth of plants in two vegetation cover types: uncut forests and cut-over areas. Cut-over areas were included in the design because this forest management technique has been commonly used on Anticosti as a catalyst to stimulate the regeneration of *A. balsamea* stands (Beaupré et al., 2005). The experiment used a split plot design with three replicates (blocks). Each block was composed of four main plots, i.e. three large enclosures with distinct deer densities (0, 7.5, 15 deer/km²) and the control situation outside the fence (*in situ* density ranging from 27 to 56 deer/km²). Each plot was divided into two subplots characterized by distinct vegetation cover types (uncut forests and cut-over areas), for a total of eight treatments per main plot. The subplots of uncut forests and cut-over areas were staked out in all blocks simultaneously, in the summer of 2001. Both types of vegetation cover were characterized by >70% *A. balsamea* canopy cover before cutting. Then all trees >9 cm in diameter at breast height were removed over ~70% of the area of each plot. The average forest patch size was 5.9 ± 8.2 ha. Deer density was controlled by relocating three white-tailed deer (mainly yearlings) per enclosure each spring and culling them in late autumn. Deer stocking began in 2002 and was repeated annually until 2009. The *in situ* deer densities were monitored in unfenced sites located near the enclosures using distance sampling of summer pellet groups on permanent transects cleared of feces each spring (Tremblay et al., 2006).

Plant sampling and plant traits

Plants were sampled in July 2007 (six years after the beginning of the experiment) in 20 permanent quadrats (10 × 10 m) randomly positioned in 2001, in both vegetation cover types (uncut forests and cut-over areas) and in each of the 12 main plots (n = 477 quadrats). Data from three quadrats of the *in situ* density in uncut forests were not used, due to a large windfall that disturbed them (n = 477). Quadrats were subdivided into 100 subquadrats of 1 × 1 m, two of which were selected randomly for surveys. In each subquadrat, the horizontal cover of each vascular plant species was estimated according to 12 classes (<1, 1–5, 10 classes up

to 95, 95–100%). Cover of trees and shrubs smaller than 2.5 m were included in the survey, while taller individuals were not surveyed because they were inaccessible to deer and because the subquadrat size was unsuitable for taller trees.

A set of 19 plant functional traits (Table 5.1) relating to 1) reproduction and dispersal strategies, 2) morphology and adult strategies of plants 3) resource utilization and 4) status, were selected from the TOPIC (Traits of Plants in Canada) ecoinformatic platform (Aubin et al., 2007). We used the term trait in its broader sense, including both biological traits and performance traits (Violle et al., 2007).

Diversity measurements

The Shannon and Simpson diversity indices as well as the species richness were the three univariate measures used to describe the vegetation response to each of the eight experimental conditions (2 cover types * 4 deer densities). Species richness is the number of species present in a given site. The Shannon's index (H') represents the heterogeneity of species present in a site. High values (to infinite) indicate that the community is very heterogeneous; low values (close to 0) indicate homogeneity (Shannon & Weaver, 1963). Simpson's index (E) produces values from 0 to 1 and measures the probability that two individuals chosen at random from the community are different species (Simpson, 1949). We also evaluated the species composition of the different experimental conditions. Species composition is based on species abundance, and changes in species composition are evaluated through multivariate analyzes, such as principal component and redundancy analyses. It is widely used in ordinations simply to describe the degree of similarity or dissimilarity in terms of assembly and abundance of species from different sites or along a disturbance gradient (Legendre & Legendre, 1998). The formulae of the different measures of species diversity are given in the Table 5.2.

We estimated the functional diversity with the CWM, the Rao index and the FDis. For these three indices, it is possible to calculate one value of the index for the whole trait community (univariate form) or a value for each trait (multivariate form) at every experimental unit. Illustrating the variation of each single trait to a disturbance in a multivariate analysis is often ecologically more relevant than the variation of a general index from a group of traits previously selected because it is possible to identify which specific trait has changed along the environmental gradient (Lepš et al., 2006). For this reason, we calculated the three indices in their multivariate form. The formulae of the different measures of diversity are given in the Table 5.2.

Statistical analysis

Two-way ANOVAs were used to compare the response of species richness, Simpson's and Shannon's indices between different deer densities, vegetation cover types and their interactions. For species composition, we used orthogonal dummy variables (Helmert contrasts; Venables & Ripley, 2002) to test the effect of deer density and vegetation cover type on the measures of diversity in MANOVAs. A Hellinger's transformation was applied on the species composition data matrix to account for the occurrence of double zeros (Legendre & Gallagher, 2001). Then, a partial redundancy analysis (pRDA) was used to summarize the multivariate response of species composition to deer density and vegetation cover type while controlling for block (ter Braak, 1988). Following the calculation of CWM, Rao and FDis for the different experimental conditions, we used the same analysis used for species composition described above, *i.e.* MANOVAs followed by a pRDA. To meet the assumptions of the statistical analysis, all the traits were coded numerically (see Table 5.1 for details). All statistical analyses were performed using R version 2.15.2 (R Development Core Team, Vienna, Austria) and are summarized in the Fig. 5.1.

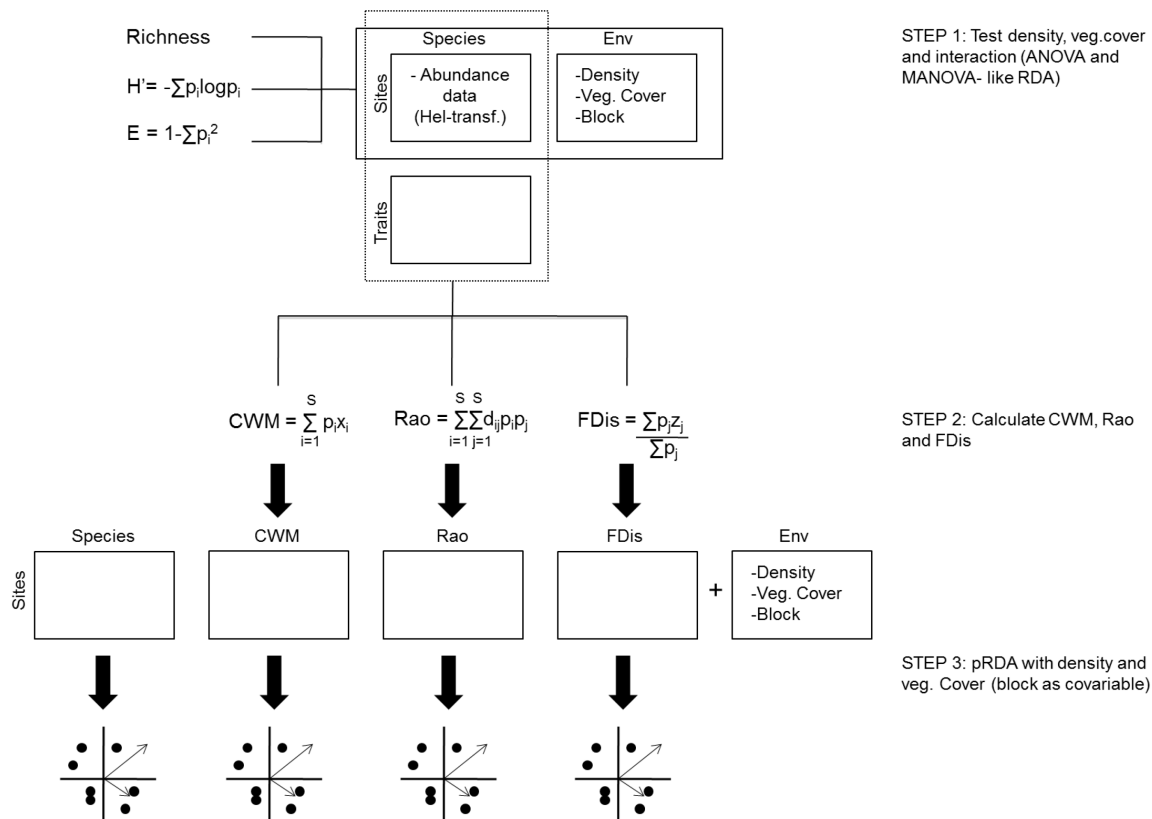


Figure 5.1: General design for the analysis. H' : Shannon index ; E : Simpson index ; CWM : Community weighted mean ; Rao : Rao Index ; FDis : Functional dispersion ; p_i : proportional abundance or percentage of importance of the species i ; S : the total number of species. ; x : trait value. d_{ij} : dissimilarity between species i and j ; z : distance of species j to the centroid of all species of the community ; veg. cover : vegetation cover type ; pRDA: partial redundancy analysis.

Table 5.1. Description and abbreviation of the plant functional traits.

Trait	Code	Type	State
Morphology			
Foliage persistence	PFO	Binary	0. deciduous, 1. evergreen
Foliage structure:			
Non-leafy stem	NOL	Binary	0. absence, 1. presence
No stem- semi-rosette	SRO	Binary	0. absence, 1. presence
No stem- rosette	ROS	Binary	0. absence, 1. presence
No stem- graminoid	GRM	Binary	0. absence, 1. presence
No stem- erected leaf	ERL	Binary	0. absence, 1. presence
Decumbent stem	DEC	Binary	0. absence, 1. presence
Erected leafy stem	ELS	Binary	0. absence, 1. presence
One stem (phanerophyte)	ONS	Binary	0. absence, 1. presence
Multi-stemmed (phanerophyte)	MUS	Binary	0. absence, 1. presence
Raunkiaer life form			
Therophyte	THE	Binary	0. absence, 1. presence
Geophyte	GEO	Binary	0. absence, 1. presence
Hemicryptophyte	HEM	Binary	0. absence, 1. presence
Chamaephyte	CHA	Binary	0. absence, 1. presence
Micro-phanerophyte	MIP	Binary	0. absence, 1. presence
Mega-pharenophyte	MGP	Binary	0. absence, 1. presence
Rhizome	RHI	Binary	0. absence, 1. presence
Storage organ	STO	Binary	0. absence, 1. presence
Physical defence	DEF	Binary	0. absence, 1. presence
Life cycle	LCY	Ordinal	1. annual, 2. biannual, 3. perennial
Reproduction and dispersal			
Principal means of reproduction	VEG	Ordinal	1. seeds only, 2. vegetative propagation possible but mostly by seeds, 3. mostly by vegetative propagation
Inflorescence type:			
No flower	NFL	Binary	0. absence, 1. presence
Solitary	SOL	Binary	0. absence, 1. presence
Spike	SPI	Binary	0. absence, 1. presence
Composed	COM	Binary	0. absence, 1. presence
Inflorescence color:			
Non-attractive (green, brown...)	NAT	Binary	0. absence, 1. presence
White	WHI	Binary	0. absence, 1. presence
Brilliant (blue, red...)	BRI	Binary	0. absence, 1. presence
Flowering phenology:			
Spring	SPR	Binary	0. absence, 1. presence
Summer	SUM	Binary	0. absence, 1. presence
Fall	FAL	Binary	0. absence, 1. presence
Cleistogamy	CLE	Binary	0. absence, 1. presence
Pollinator vector:			
Abiotic	POA	Binary	0. absence, 1. presence
Biotic	POB	Binary	0. absence, 1. presence
Auto-pollination	PON	Binary	0. absence, 1. presence
Seed size	SES	Quantitative	
Seed production	SEP	Quantitative	

Table 5.1 continued

Trait	Code	Type	State
Seed dispersal vector :			
Wind	WIN	Binary	0. absence, 1. presence
Endozoochore	END	Binary	0. absence, 1. presence
Epizoochore	EPI	Binary	0. absence, 1. presence
Ant	MYR	Binary	0. absence, 1. presence
Bird	BIR	Binary	0. absence, 1. presence
Expulsion	BAL	Binary	0. absence, 1. presence
Gravity	GRA	Binary	0. absence, 1. presence
Dispersule type:			
Spore	SPO	Binary	0. absence, 1. presence
Dried fruit	DRI	Binary	0. absence, 1. presence
Fleshy fruit	FLE	Binary	0. absence, 1. presence
Habitat and resource use			
Light requirement	HEL	Ordinal	1. shade tolerant, 2. mid tolerant, 3. intolerant
Status			
Status	STA	Binary	0. indigeneous, 1. exotic

Table 5.2: Summary of the different measures of biodiversity currently used in the analysis.

Measure	Diversity	Form	Equation	Variable
Species richness	S	U	-	Species number
Shannon	S	U	$H' = -\sum p_i \log p_i$	Evenness
Simpson	S	U	$E = 1 - \sum p_i^2$	Evenness
Species composition	S	M	Ordination	Similarity between communities assemblage
Community weighted mean	F	M	$CWM = \sum p_i x_i$	Functional composition of biotic communities
Rao	F	M	$Rao = \sum d_{ij} p_i p_j$	Measures the degree of overlap in trait values within the community and reflects how the species share the available niche space
Functional dispersion	F	M	$FDis = \sum p_i z_i / \sum z_j$	Mean distance of individual species to the centroid of all species in the community

S: Species diversity

F: Functional diversity

U: Univariate

M: Multivariate

p_i : proportional abundance or percentage of importance of the species.

i: the total number of species.

x: trait value

d_{ij} : dissimilarity between species i and j in term of traits.

z : distance of species j to the centroid of all species of the community.

Results and discussion

Species diversity

A total of 144 plant species were identified in the 477 sampling subplots (Annexe 1). Neither deer density nor vegetation cover type affected species richness. Yet, Shannon and Simpson indices were also not affected by deer density and vegetation cover type (Tables 5.3-5.4). These results do not support predictions derived from common hypotheses on the change of species diversity along a disturbance gradient. In particular, the intermediate disturbance hypothesis implies that measures of species diversity should be higher at intermediate disturbance levels (Connell, 1978; Fox, 2013); whereas the stress hypothesis suggests a decrease in species diversity with increasing disturbance. Both theories imply that species diversity decreases in highly disturbed habitats, which we cannot support here. The theories do not take into account that the disturbance is removed and not appearing, which may explain why no effect was observed on measures of species diversity in our study. Other studies concerning the effects of reducing the impacts of herbivores on species diversity have offered mixed conclusions. Belsky (1992) and McNaughton (1983) documented reduced Shannon and Simpson indices with protection of vegetation in African savannahs subjected to grazing. Chew (1982) found increased species richness with protecting vegetation from grazing in Arizona grasslands. Other studies, like this one, found no significant shift in the measures of species diversity in ecosystems where ungulate densities were controlled (e.g. Manier & Hobbs, 2006). Species richness, Simpson and Shannon indices were not sensitive to the removal of the disturbance caused by high deer densities and therefore do not appear as efficient indicators of vegetation changes under these circumstances.

Table 5.3: Species Richness, Shannon index and Simpson index of each deer density (deer/km²) in uncut forest and cut-over areas. i.s. means *in situ* deer density.

	0		7.5		15		i.s	
	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
Forests								
Richness	62,0	9,6	59,0	13,7	64,7	3,8	54,3	8,1
Shannon	3.702	0.287	3.585	0.311	3.568	0.237	3.533	0.139
Simpson	0.968	0.009	0.964	0.013	0.966	0.008	0.964	0.005
Cut-over areas								
Richness	55,3	3,2	60,0	7,0	60,7	4,6	59,3	10,2
Shannon	3.579	0.125	3.653	0.208	2.965	0.529	3.586	0.194
Simpson	0.965	0.004	0.967	0.007	0.936	0.026	0.964	0.008

Table 5.4: Two-way Analysis of Variance of the Species Richness and Simpson index and Shannon index. Two-way Redundancy Analysis (with 9999 permutation Monte Carlo test) on species composition, trait composition (CWM), Rao index and functional dispersion (Fdis) for the factors deer density (0; 7.5; 15, 27 and 56 deer/km²) and vegetation cover type (Forest and Cutover areas) and their interactions.

Measure	Density			Cutover			Density*Cutover		
	F	p-value	DF	F	p-value	DF	F	p-value	DF
Richness	1.30	0.3840	3	0.02	0.8837	1	1.10	0.4276	3
Simpson	1.39	0.3864	3	0.96	0.3598	1	0.36	0.8292	3
Shannon	1.34	0.3702	3	0.70	0.4316	1	2.81	0.1108	3
Composition	1.44	0.0026	3	2.42	0.0001	1	1.12	0.1888	3
CWM	1.82	0.0399	3	3.47	0.0141	1	1.37	0.2372	3
Rao	2.04	0.0007	3	3.78	0.0009	1	1.47	0.0560	3
Fdis	2.09	0.0007	3	3.85	0.0009	1	1.52	0.0552	3

Conversely, species composition was significantly affected by deer density and vegetation cover type (Table 5.4; Fig. 5.2A). A partial redundancy analysis revealed a gradient along the first axis that was related to vegetation cover type and deer density (10% variance explained; $p < 0.0001$; Fig. 5.2A). The effect of deer density was also expressed on the second axis (6.7%; $p = 0.0211$). The upper-left side of the biplot shows the species associated with high deer densities in cut-over areas and species associated with reduced deer densities in uncut forests occurring on the lower-right side (Fig. 5.2A). This result indicates that while the number and the evenness of species did not change according to experimental conditions, the nature of the species did. For example, communities associated with high deer densities in cut-over areas include *Gymnocarpium dryopteris* (GYMDRY), *Cerastium fontanum* (CERFON), *Veronica officinalis* (VEROFF), and *Vaccinium vitis-idea* (VACVIT). In contrast, communities associated with reduced deer densities in uncut forests include *Aralia nudicaulis*, *Cornus Canadensis* and *Abies balsamea*. In cut-over areas, communities at reduced densities include *Betula papyrifera*, *Chamerion angustifolium*, *Fragaria virginiana*, *Rubus idaeus* and *R. pubescens*.

Functional diversity

According to our results, deer density and vegetation cover type are two important drivers not only for species composition but also for the functional diversity of plant communities in the boreal forest of Anticosti Island. The three measures of functional diversity used in this study were indeed significantly affected by deer density and by vegetation cover type (Table 5.4). For all of them the first axis of the p RDA was associated with the vegetation cover type with the traits associated with cut-over areas on the left-side of the biplot and the traits associated with uncut forests on the right-side. The second axis of the p RDA was associated with deer density for all three measures (Fig. 5.2B-C-D). Both disturbances act as filters enabling only the species with precise functional traits to establish and persist under local conditions (Poff, 1997).

Looking more specifically at deer density, we found that high deer densities increase mean (CWM) and variance (Rao and FDis) of specific traits (Fig. 5.2B-C-D). Morphologically, species at high deer densities have graminoid foliage (GRM), are geophytes (GEO; with buds under the ground) or chamaephytes species (CHA; with buds on persistent shoots near the ground), with storage organs (STO). Those traits are all adaptations to avoid browsing impact, like geophytes or storage organs protected from deer by the ground (eg. Lavorel et al., 1997; Wiegmann & Waller, 2006). Reproductive traits at high deer density include auto-pollinated (PON), seeds dispersed by gravity (GRA) and spores (SPO). The presence of exotic species (STA) also seems to be favored by high deer densities (Table 5.5B). Other traits linked to foliage structure, like rosette foliage (ROS), erected leaves (ERL) have a higher CWM at high deer densities but their variance (Rao and FDis) did not change according to deer density (Table 5.5D). The same result was observed for species with no flowers (NFL). Similar results have been shown by Diaz et al., (2007) who found that grazing favoured annual over perennial plants, short plants over tall plants, prostrate over erect plants, and rosette architecture over tussock architecture. Other traits have low variance at high deer densities as well as persistent foliage (PFO), presence of rhizome (RHI) and solitary flowers (SOL; Table 5.5G) meaning that response variability of plant communities in terms of those traits is low. This can eventually affect the ecosystem stability in case of a new disturbance (Yachi & Loreau, 1999). Finally, high deer density areas contain a high mean of species reproducing vegetatively (VEG) and considerably reduce the variance of this trait (Table 5.5H).

Conversely, reducing deer density increased the mean (CWM) and the variance (Rao and FDis) of plant species that are morphologically characterized by semi-rosette foliage (SRO), erected leafy stems (ELS), one stem (ONS) or multiple stem (MUS) foliage and by upper Raunkier forms with resting buds more than 25 cm above ground level (micro and mega phanerophytes; MIP and MGP; Table 5.5C; Fig. 5.2B-C-D). In addition, species at reduced deer densities possess reproductive traits such as fall flowering (FAL) and white coloured flowers (WHI), seed dispersed by birds (BIR) and fleshy fruits (FLE; Table 5.5C). Reducing deer densities, increases the presence of therophyte species (THE) with spike flowers (SPI) and brilliant flowers (BRI), but the variance of these traits is not influenced by deer density (Table 5.5E). Forms of plant communities at reduced deer densities changed from prostrate forms like rosette and graminoid foliage, to erected forms. Without the impact of browsing, plant species can grow higher and have buds and flower in the deer zone impact. Biotic pollination (POB) and large seeds (SES) are also associated with reduced deer densities but these traits have low variance under these conditions (Table 5.5I). The probability of finding three pollination strategies (abiotic, biotic and auto-pollination) is low when deer densities are controlled. The response variability of this trait may be lost when we reduced deer density or biotic pollination may be more efficient compared to other pollination strategies in productive and undisturbed sites found at reduced deer density (Grime, 1977).

When considering functional diversity as a variation in single traits with the Rao and FDis indices, their p RDA show similar graphs (Fig. 5.2C-D). In fact, the only traits that differ between the Rao and FDis indices are vegetative reproduction (VEG) and seed production (SEP). Despite their different positions in the graphs, the VEG and SEP dispersions were still higher at reduced deer densities in forests (Fig. 5.2C-D). The similarity in behavior of the Rao and FDis indices is supported by simulation work conducted by Laliberté et al., (2010). Both indices respond similarly to vegetation change because they aim at estimating the dispersion of species traits in space, weighted by their relative abundances (Laliberté et al., 2010). We can presume that using only one of these indices is sufficient. But when data frequencies (i.e., counts of individuals), Rao expresses the mean difference in term of trait between two individuals selected randomly in the community whereas FDis calculates the mean distance of the individuals to their weighted centroid (Botta-Dukát, 2005). Consequently, it is of interest to use both of these indices in studies utilizing frequency data.

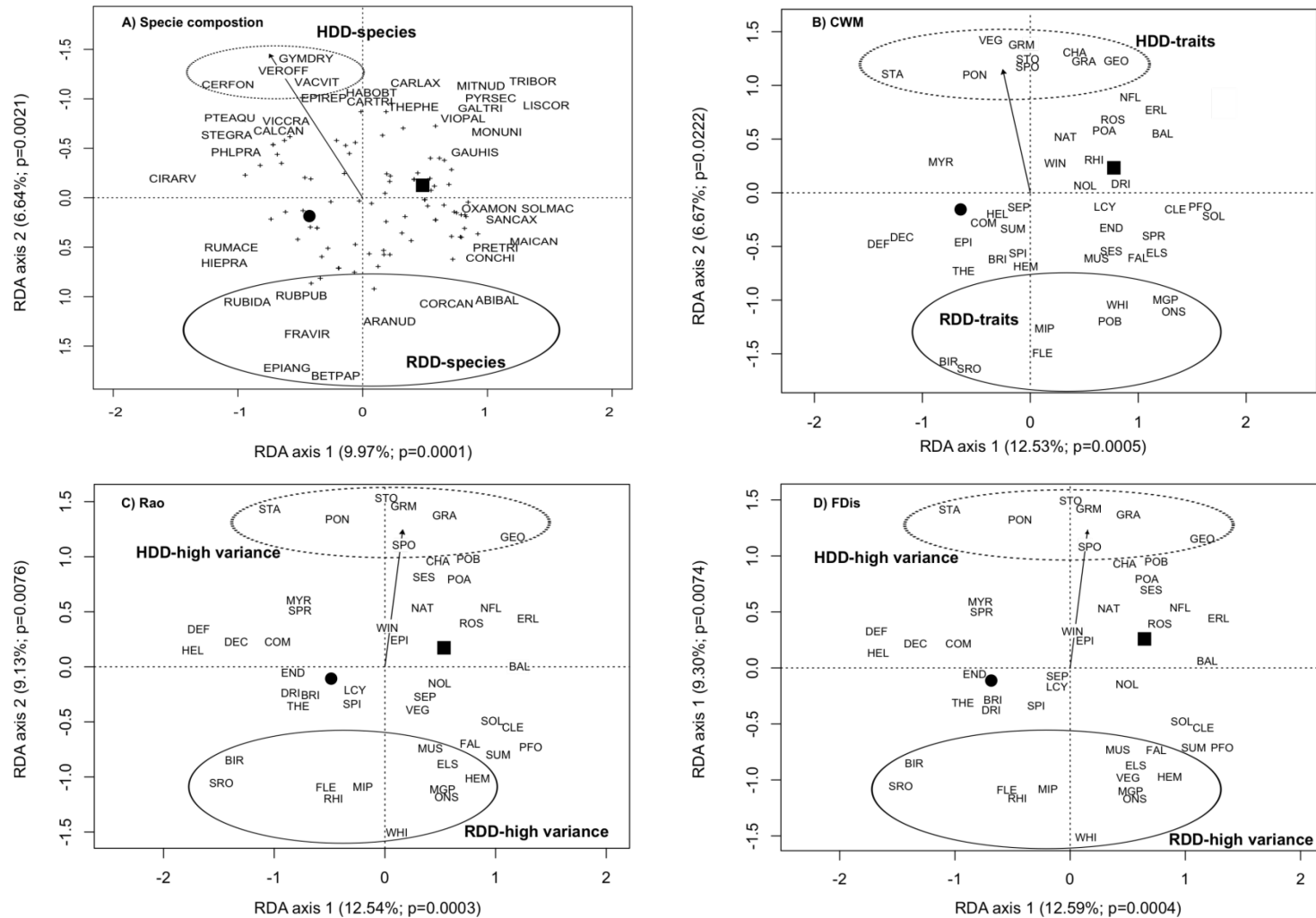


Figure 5.2: Partial Redundancy Analysis graphics for a) species composition where species with high scores in the pRDA are represented by codes and species with low scores are represented by a cross, b) Community Weighted Mean (CWM; index based on mean of traits), c) Rao index (index based on variance of traits) and d) Functional dispersion (FDis; index based on variance of traits). Circles are centroids for cut-over areas and squares are centroids of uncut forests. The arrows represent deer density (heads of the arrow indicate high deer density). Codes of species are given in the Annexe 1 and codes of traits are given in Table 5.1.

Table 5.5: Community weighted-mean (CWM), Rao and FDis indices at high deer density (HDD) and reduced deer density (RDD). The symbol + means that the index is higher at this deer density, the symbol – means that the index is low and the symbol = that deer density has no impact on the index.

Trait	Code	HDD		RDD	
		Mean	Variance	Mean	Variance
A. Deer density do not change mean and variance of traits					
Morphology					
Non-leafy stem	NOL	=	=	=	=
Decumbent foliage	DEC	=	=	=	=
Physical defence	DEF	=	=	=	=
Perennial plants	LCY	=	=	=	=
Reproduction and dispersal					
Composed flowers	COM	=	=	=	=
Non-attractive flowers	NAT	=	=	=	=
Spring flowers	SPR	=	=	=	=
High seed production	SEP	=	=	=	=
Seed dispersed by wind	WIN	=	=	=	=
Endozoochore	END	=	=	=	=
Epizoochore	EPI	=	=	=	=
Seed dispersed by expulsion	BAL	=	=	=	=
Dried fruit	DRI	=	=	=	=
Habitat and resource use					
Light requirement	HEL	=	=	=	=
B. High deer density increase mean and variance of traits					
Morphology					
Graminoid foliage	GRM	+	+	-	-
Geophyte	GEO	+	+	-	-
Chamaephyte	CHA	+	+	-	-
Storage organs	STO	+	+	-	-
Reproduction and dispersal					
Auto-pollination	PON	+	+	-	-
Gravity	GRA	+	+	-	-
Spore	SPO	+	+	-	-
Status					
Exotic species	STA	+	+	-	-
C. Reduced deer density increase mean and variance of traits					
Morphology					
Semi-rosette foliage	SRO	-	-	+	+
Erected leafy stem	ELS	-	-	+	+
One stem (phanerophyte)	ONS	-	-	+	+
Multi-stems (phanerophyte)	MUS	-	-	+	+
Micro-phanerophyte	MIP	-	-	+	+
Mega-pharenophyte	MGP	-	-	+	+
Reproduction and dispersal					
Fall flowers	FAL	-	-	+	+
White flowers	WHI	-	-	+	+
Seed dispersed by birds	BIR	-	-	+	+
Fleshy fruit	FLE	-	-	+	+
D. High deer density increase only mean of traits					
Morphology					
Rosette foliage	ROS	+	=	-	=
Erected leaf	ERL	+	=	-	=
No flower	NFL	+	=	-	=

Table 5.5 continued

Trait	Code	HDD		RDD	
		Mean	Variance	Mean	Variance
E. Reduced deer density increase only mean of traits					
Morphology					
Therophyte	THE	-	=	+	=
Reproduction and dispersal					
Spike flowers	SPI	-	=	+	=
Brilliant flowers	BRI	-	=	+	=
F. High deer density increase only variance of traits					
Reproduction and dispersal					
Abiotic pollination	POA	=	+	=	-
Seed dispersed by ants	MYR	=	+	=	-
G. Reduced deer density increase only variance of traits					
Morphology					
Foliage persistence	PFO	=	-	=	+
Rhizome	RHI	=	-	=	+
Reproduction and dispersal					
Solitary flowers	SOL	=	-	=	+
Summer flowers	SUM	=	-	=	+
Cleistogamy	CLE	=	-	=	+
H. High deer density increase mean and decrease variance of traits					
Reproduction and dispersal					
Vegetative reproduction	VEG	+	-	-	+
I. Reduced deer density increase mean and decrease variance of traits					
Morphology					
Hemicryptophyte	HEM	-	+	+	-
Reproduction and dispersal					
Biotic pollination	POB	-	+	+	-
Large seeds	SES	-	+	+	-

Conclusions

In this study, we assessed how the different measures of species and functional diversity responded to vegetation change after deer density reductions. It has been suggested that species diversity is not always equivalent to functional diversity and in particular to functional dispersion (Diaz & Cabido, 2001; Laliberté et al., 2010). We have shown that the univariate measures of species diversity (Richness, Shannon, and Simpson) did not change in relation to deer density whereas the multivariate dimensions of species composition did. Moreover, the composition and the distribution of the traits within communities were also sensitive to deer densities. The disturbance of deer density appeared to specifically modify the mean of morphological traits linked to the foliage of plants and also appeared to select for reproductive traits linked to abiotic pollination, seed dispersal and vegetative reproduction. Reducing deer densities failed to establish a high functional variance for specific traits, indicating that the long-term impacts of deer browsing on Anticosti Island may have altered the resilience of the ecosystem.

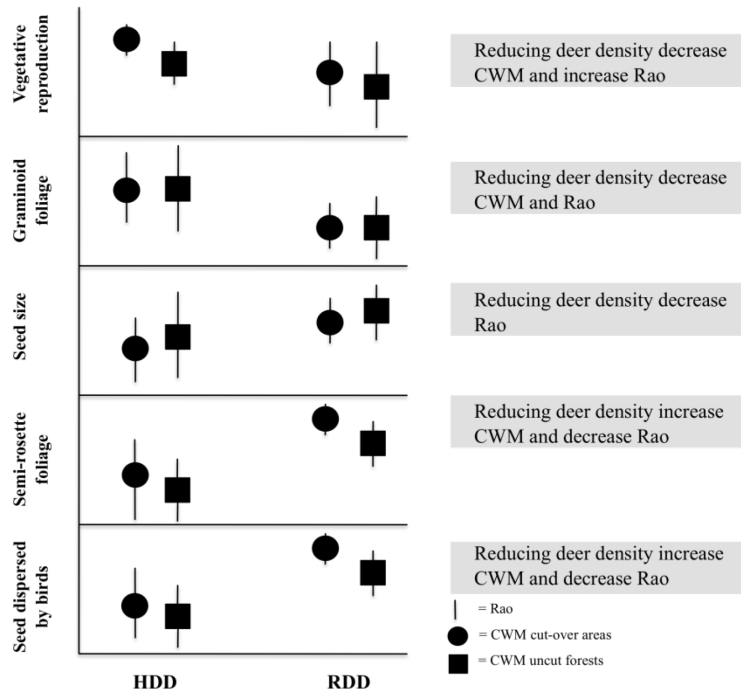


Figure 5.3: Schematic examples (not based on real data) of the community weighted-mean and Rao index variation of five traits according to vegetation cover type and deer density. HDD: High deer density; RDD: reduced deer density.

Acknowledgements

Funding was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC)-Produits forestiers Anticosti Industrial Chair to SDC, the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, and an NSERC scholarship to MB and NSERC DG to MP and SP. We are grateful to the Centre de la Science de la Biodiversité du Québec and Centre d'études nordiques for scholarships. We also thank J.-P. Tremblay and J. Huot for their pivotal roles in establishing the controlled browsing experiment. We finally thank P. Legendre and S. Daigle for their statistic advices.

CHAPITRE 6

CONCLUSION GÉNÉRALE

Marianne Bachand

Dans le cadre de cette thèse, je me suis penchée sur la capacité des différentes communautés des sapinières à se remettre des impacts des hautes densités de grands herbivores à la suite du contrôle de celles-ci. Une approche taxonomique a d'abord été employée pour trouver des indicateurs de la densité de cerfs. Une approche fonctionnelle a été utilisée pour déterminer les traits de réponse des communautés soumises à différentes densités de grands herbivores. Les deux approches ont ensuite été combinées pour déterminer si le contrôle des densités d'herbivores permet l'établissement d'une régénération compositionnelle ou fonctionnelle par rapport à un écosystème de référence. Enfin, la sensibilité de différentes mesures de diversité face à la réduction de densité de cerfs a été évaluée afin d'identifier quels types de mesures de la diversité spécifique et fonctionnelle sont les plus révélateurs des modifications de la végétation lors du retrait d'une perturbation. Un résumé des différents résultats obtenus dans cette thèse est présenté à la figure 6.1.

Les espèces indicatrices: un outil approprié pour estimer les densités de grands herbivores

Plusieurs écosystèmes forestiers font face à une surabondance de grands herbivores et des systèmes d'enclos de gestion ont été instaurés pour favoriser la régénération naturelle de ces milieux (ex.: McShea & Rappole, 2000; Horsley et al., 2003). Le suivi de la régénération des enclos de gestion est primordial pour déterminer si les densités d'herbivores sont compatibles avec la régénération de la sapinière (Beaupré et al., 2004). Toutefois, évaluer la densité de cerfs est une démarche coûteuse en temps et en argent et parfois peu fiable. De plus, les méthodes traditionnelles d'estimation de la densité de cerfs (ex : décompte aérien) sont difficilement utilisables dans les enclos de gestion. L'identification des espèces indicatrices de différentes densités de grands herbivores devient ici fort intéressante et facilement utilisable sur le terrain. Les analyses d'espèces indicatrices réalisées à partir des données d'abondance de cinq groupes taxonomiques dans le dispositif de broutement contrôlé de l'île d'Anticosti ont permis d'identifier plusieurs indicateurs de la densité de cerfs chez les plantes et les papillons (Chapitre 2). Les indicateurs provenant de ces deux taxons se complètent en ce sens qu'ils sont indicateurs de patrons de densité différents. Ainsi, réaliser des inventaires de plantes et de papillons serait suffisant pour estimer les densités de cerf en milieu forestier.

Chapitre 2

Trouver des indicateurs de la densité

Les plantes et les papillons fournissent des indicateurs de la densité de cerfs.

Les combinaisons d'espèces de plantes permettent de trouver des indicateurs à un nombre plus grand de patrons de densité de cerfs.



Combiner plantes et papillons pour trouver des communautés indicatrices.



Chapitre 3

Syndromes et relations fonctionnelles

Des syndromes fonctionnels ont été trouvés à densités élevées et réduites de cerfs chez les plantes et les carabidés mais pas chez les oiseaux.

La relation fonctionnelle entre les plantes et les carabidés est plus étroite à densités réduites de cerfs qu'à densités élevées.



Documenter les traits de d'autres groupes taxonomiques.



Chapitre 4

Restaurer la sapinière après la surabondance

Pas de restauration de la composition en espèces.

Retour partiel de la communauté de traits.



Avoir une variété d'écosystèmes de référence.

Méta-analyse avec d'autres systèmes avec de la surabondance.

Chapitre 5

Indices de diversité

Les indices univariés de diversité ne changent pas selon la densité de cerfs.

L'abondance des espèces, la moyenne et la variance des traits changent selon la densité de cerfs.



Se pencher sur d'autres indices disponibles.

Figure 6.1 : Résumé des principaux résultats des différents chapitres de la thèse. Dans chaque boîte, il y a le titre succinct en gras et les principaux résultats en italiques. Les étoiles présentent des perspectives possibles pour des recherches futures et les dessins sur quels taxons il serait intéressant de se pencher.

De bons indicateurs écologiques doivent refléter la complexité de l'écosystème tout en restant facilement utilisables (Dale & Beyeler, 2001). L'utilisation de combinaisons d'espèces de plantes (duos ou trios) permet d'identifier des indicateurs pour davantage de patrons de densités de cerfs, tout en restant un outil simple à utiliser sur le terrain. De plus, l'utilisation des combinaisons indicatrices permet une estimation plus efficace et plus précise de la densité que les espèces de plantes indicatrices prises individuellement (Chapitre 2).

En identifiant des indicateurs simples et combinés, nous pouvons donc fournir des outils pour aider les gestionnaires dans le suivi de la régénération forestière dans les enclos de gestion de grands herbivores. Certains de ces indicateurs peuvent aussi être utilisés comme signaux d'une éventuelle augmentation dans la taille de population de grands herbivores cervidés dans d'autres sapinières. DeCáceres et al. (2012) avait développé au départ la méthode des combinaisons d'espèces pour trouver des indicateurs de classement de la végétation, par exemple de peuplements forestiers. Nous avons montré que leur méthode peut aussi être utilisée pour trouver des indicateurs d'un facteur environnemental, ce qui s'avère ici innovateur. On pourrait maintenant s'intéresser à la combinaison des plantes et des papillons, voire même d'autres groupes

taxonomiques, afin de vérifier si des « communautés indicatrices » pourraient donner des portraits encore plus fiables et précis de la densité de cerfs.

Réduire la densité de grands herbivores pour favoriser les interactions trophiques et le retour des composantes fonctionnelles des écosystèmes

Cette thèse visait également à établir si la combinaison de la coupe et de la réduction de la densité ou le retrait complet des cerfs permettait le retour d'une sapinière en termes de composition végétales et de fonctions. Le cerf agit comme une perturbation globale et diffuse par opposition au régime de perturbations ponctuelles (épidémies d'insectes, chablis, coupes) généralement impliquées dans le processus de régénération cyclique des sapinières (Tremblay, 2005). Les densités élevées de grands herbivores favorisent une composition en espèces très particulière (Chapitre 5). Les coupes forestières combinées à de fortes densités mènent à une prédominance des graminées (Chapitre 4). La dominance des graminées engendre une rétroaction positive sur ces espèces qui favorise leur persistance (Tremblay, 2005). De plus, les fortes densités d'herbivores sélectionnent des plantes rudérales tolérantes et résistantes au broutement qui présentent un ensemble de traits impliquant peu d'interactions avec d'autres groupes taxonomiques (Chapitre 3). Les services de pollinisation et de dispersion des graines par les animaux risquent ainsi d'être affectés et les espèces végétales qui dépendent également de ces mécanismes biotiques (Chapitre 5). Il serait intéressant de documenter les traits d'autres groupes taxonomiques, comme les papillons et les abeilles, pour appuyer davantage cette conclusion. Les cascades trophiques ainsi créées par le broutement des herbivores à hautes densités peuvent miner progressivement la résilience des milieux forestiers. La perturbation progressive induite par le cerf, en réduisant la résilience de l'écosystème, ouvre la voie à un changement de régime d'équilibre compositionnel et structurel. En effet, Barrette et al., (données non publiées) ont montré que les sapinières d'Anticosti non aménagées pouvaient tendre vers des pessières blanches ou des landes forestières et ne plus posséder les caractéristiques originales d'une sapinière.

Le plan d'aménagement de l'île d'Anticosti, qui combine coupes clôturées et chasse, visait à restaurer activement la composition de la sapinière à bouleau blanc et éventuellement à la maintenir (Beaupré et al., 2004). Le rétablissement de la composition d'un écosystème est un long processus de succession et évaluer le succès d'une telle entreprise est ardu. Pour évaluer le succès de restauration sur l'île d'Anticosti sur un court horizon de temps, il était impossible d'utiliser comme écosystème de référence une sapinière mature n'ayant pas connu d'histoire de broutement par le cerf, écosystème introuvable sur l'île d'Anticosti (Chapitre 4). Pour évaluer le succès de restauration du plan d'aménagement, il fallait donc un écosystème de référence ayant subi la même perturbation ponctuelle, soit la coupe comme catalyseur de la régénération, sans que celui-ci n'ait connu de pression de broutement par le cerf. L'écosystème de référence utilisé dans cette étude

est une référence dynamique évoluant, tout comme les sites restaurés, sur un court laps de temps, ce qui est généralement rare dans l'évaluation des projets de restauration. L'utilisation faite des analyses de courbes de réponses principales a permis de comparer la composition en espèces des différentes diminutions de la densité de cerfs à celle de cette référence dynamique et de montrer que le contrôle de la densité des herbivores ne permet pas le retour compositionnel de l'écosystème désiré. Toutefois, la végétation qui s'installe dans les sites restaurés au cours de la succession présente des traits semblables à ceux de l'écosystème de référence (Chapitre 4). La sapinière présente donc une résilience de ces traits aux grandes densités d'herbivores. En effet, la réduction des densités, bien qu'elle ne modifie pas la richesse spécifique des communautés végétales (Chapitre 5), favorise la présence d'espèces végétales avec des fleurs composées et de couleurs brillantes, plus attractives pour les pollinisateurs biotiques (Chapitre 3), traits qui sont associés à l'écosystème de référence (Chapitre 4).

En diminuant la densité de cerfs, on peut ainsi favoriser potentiellement une plus grande résilience des sapinières. La végétation retrouvée à densité réduite s'éloigne des états alternatifs stables identifiés par Barrette et al., (données non publiées), soient la pessière blanche et la lande forestière (Fig. 6.2). On assiste aussi à un retour de certaines fonctions à défaut de ramener l'ensemble des espèces (Chapitre 4). Il est à noter que la plantation de sapin baumier est effectuée dans certains enclos de gestion de l'île dont la régénération est jugée trop faible pour permettre un retour de la composition initiale de la sapinière (Faure-Lacroix, 2012). Il serait intéressant de se pencher sur la restauration de la composition en espèces et en traits fonctionnels de ces enclos et de voir si l'ajout de la plantation d'espèces clef, comme le sapin, à la coupe clôturée et à la chasse permet une meilleure restauration et une meilleure résilience des écosystèmes forestiers aux prises avec une surabondance de grands herbivores.

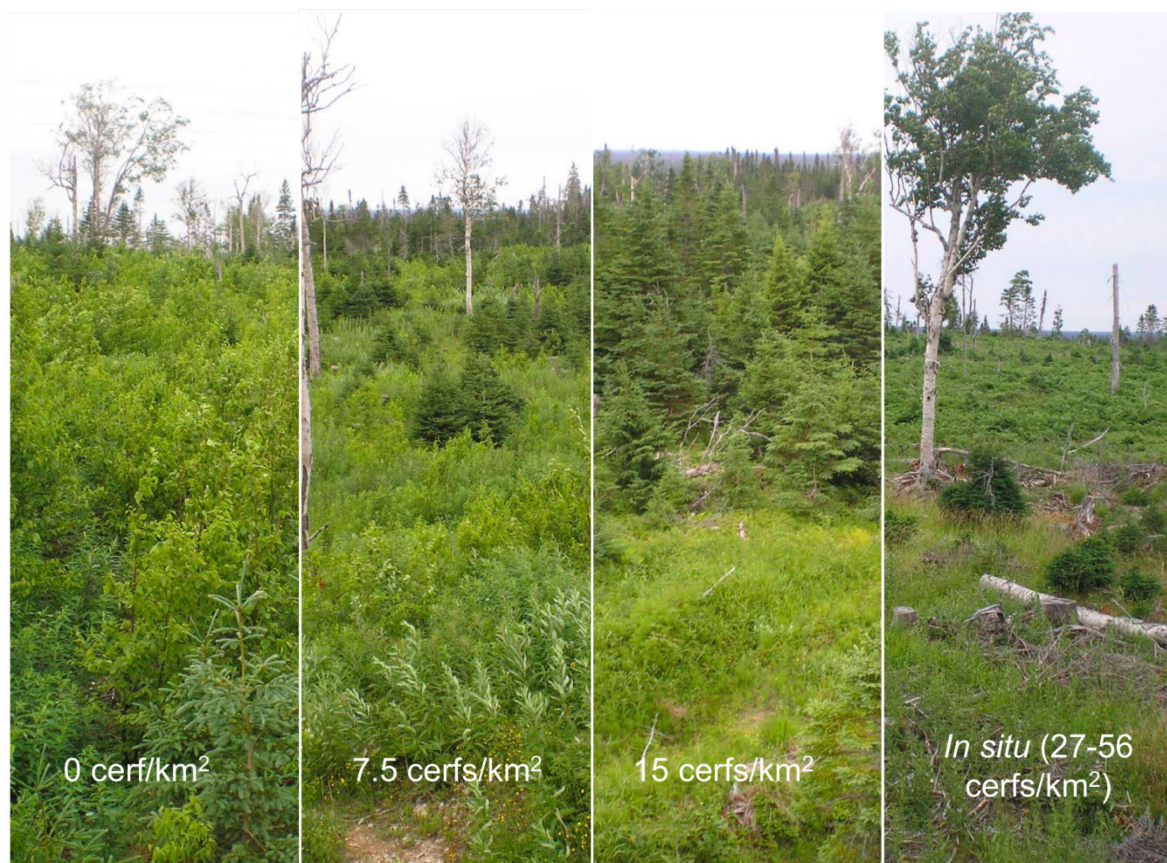


Figure 6.2 : Végétation présente en coupe aux différentes densités de cerfs de Virginie du dispositif de broutement contrôlé, soit six ans après son installation. On voit à 7,5 et 15 cerfs/km² une présence accrue d'épinette blanche qui est peu visible à 0 cerf/km². À densité *in situ* on voit une lande forestière à l'avant plan dominée par des graminées et des épinettes blanches de petites tailles et des pessières blanches à l'arrière plan (crédit photo : Étienne Cardinal).

Limites de l'étude et difficultés rencontrées

Le choix des traits

Au Canada, des progrès ont été faits dans le développement de bases de données pour les traits des plantes avec la base de données TOPQ-C (Aubin et al., 2007) et MultiTraits pour les animaux (Venier and Aubin, en construction). Ces bases de données ont été largement utilisées dans le cadre de cette thèse. Des contraintes ont toutefois été rencontrées avec l'usage de celles-ci. Tout d'abord, plusieurs traits des espèces de sapinières ne sont pas suffisamment documentés (ex : la persistance des graines ou la profondeur des racines) pour être inclus dans les analyses. D'autres qui seraient pertinents dans nos analyses ne sont tout simplement pas répertoriés (ex : le contenu en azote des feuilles). De plus, peu de taxa animaux ont des banques de traits documentés. Par conséquent, le manque d'information sur certains traits des plantes ou l'absence de bases de données sur certains taxa ont limité le choix des traits et des groupes taxonomiques utilisés dans les analyses de cette thèse, particulièrement dans le chapitre 3. De plus, la majorité des traits des analyses des chapitres 3, 4 et 5 étaient codés à l'aide de classes nominales qui ne sont pas nécessairement toujours représentatives de la réalité écologique (Pavoine et al., 2011). En effet, en écologie, on retrouve de nombreux gradients et l'utilisation de traits codés de façon binaire peut rendre impossible l'expression de ceux-ci dans les analyses statistiques.

Le choix d'un écosystème de référence

La restauration de la composition en espèces d'une sapinière n'a pas été observée sur l'île d'Anticosti après coupe et contrôle de la densité de cerfs (Chapitre 4). Trois raisons ont été soulevées pour expliquer ce résultat. Une de ces raisons invoquait la possibilité que l'écosystème de référence soit partiellement représentatif de ce que serait une sapinière naturelle à l'île d'Anticosti vu l'écart géographique entre les deux milieux. Comme les analyses ont été faites seulement avec les espèces les plus abondantes qui étaient sensiblement les mêmes aux deux sites, les résultats obtenus peuvent donc être considérés comme fiables. Toutefois, devant d'éventuelles critiques, il pourrait être proposé de colliger des données de végétation d'études portant sur les problématiques de populations de grands herbivores qu'on tente de contrôler dans différentes sapinières de l'Est du Canada (ex : orignal en Gaspésie et à Terre-Neuve). Une méta-analyse sur les successions végétales suite au contrôle des populations de grands herbivores pourrait ensuite être menée. De plus, des topochronosequences de coupe où des inventaires de la végétation pourraient être faits dans différentes sapinières plus proches d'Anticosti (ex : en Minganie et ailleurs sur la Côte-Nord) sans historique de grands herbivores afin de permettre des répliqués d'écosystèmes de référence.

Le choix des mesures de diversité

Le chapitre 5 de cette thèse portait sur la sensibilité de différentes mesures de diversité. Sept mesures de diversité ont été retenues pour réaliser ce chapitre. Le critère de sélection majeur pour choisir les mesures et indices de diversité a été leur popularité afin de cibler les indices les plus souvent utilisés par les scientifiques et les gestionnaires. Il va sans dire qu'une multitude d'autres mesures autant au niveau de la diversité spécifique que de la diversité fonctionnelle aurait pu être utilisée et il serait même intéressant que d'autres études se penchent sur elles afin de voir leur possible redondance ou complémentarité dans notre appréhension qu'on se fait des réactions de la biodiversité aux perturbations. À titre d'exemple, pour la richesse spécifique, on aurait pu utiliser l'indice d'équitabilité de Pielou afin de savoir si les espèces ont des abondances identiques ou si une espèce domine les autres à différentes densités de cerfs (Pielou, 1966). Pour la diversité fonctionnelle, on aurait pu calculer les indices de Villéger et al., (2008) qui sont la richesse fonctionnelle, l'équitabilité fonctionnelle et la divergence fonctionnelle ou encore la richesse en groupe fonctionnels de Petchey & Gaston (2002). Les indices que nous avons utilisés et les autres proposés dans la littérature pourraient également être calculés pour les communautés animales que nous avons utilisées dans le Chapitre 1.

L'accès aux traits

La réalisation de cette thèse a demandé un effort important pour intégrer des données de différents projets portant sur différents taxa. Elle a aussi demandé, entre autres, de documenter les traits de plus de 250 organismes différents. J'ai été confrontée à divers problèmes reliés au partage des données dans le cadre de ce projet à grande échelle. En écologie, les données sont généralement nombreuses et variées (Moritz et al., 2011). Les bases de données écologiques sont souvent construites dans des formats divers et avec des supports informatiques différents (Davidson et al., 1995; Globe & Stevens, 2008). De plus, les données écologiques présentent souvent une grande variation dans la nomenclature, le type de données (ex : nominal, quantitative, etc.), l'échelle spatiale et temporelle et dans la façon dont elles ont été récoltées. De nombreux réseaux de données écologiques qui existent aujourd'hui (TOPIC, TRY, Canadensys, etc) sont confrontés à diverses problématiques. Par exemple, la nomenclature des différents organismes doit être uniforme entre les bases de données disponibles et l'accessibilité à ces bases doit être équitable. Stein (2003) avance que la contrainte des données écologiques dans un réseau de base de données n'est pas tant technologique mais plutôt sociologique. Il y a premièrement plus d'utilisateurs volontaires des bases de données que de contributeurs déterminés. Il existe peu d'attraits pour encourager la contribution à une base de données et il peut être difficile de convaincre les chercheurs de collaborer à celle-ci simplement en leur disant qu'ils contribuent à leur discipline (Jones et al., 2006). La publication d'articles de données (data paper en anglais) offre une opportunité de valoriser ce type de contribution. Ces articles sont évalués par des pairs et sont des

publications scientifiques qui décrivent les ensembles de données publiées et donnent l'occasion aux auteurs de données de recevoir le crédit académique pour leurs efforts (ex : Poschold et al., 2003).

De façon à assurer le succès et la pérennité des données, les initiatives des réseaux comme TOPIC doivent trouver un juste équilibre entre les besoins, les droits et les devoirs des utilisateurs (toutes les données devraient être publiques et gratuites), des contributeurs (les données prennent temps et argent pour être amassées et d'autres publient dans des revues à fort impact sans reconnaître ce travail) et des gestionnaires de données (pris entre les besoins des premiers et les attentes des seconds). Les études intégratrices sur la biodiversité à grande échelle requièrent des données sur l'abondance des espèces, les traits des organismes et des variables environnementales, ce qui représentent des défis de gestion de taille et demandent probablement qu'on repense nos façons de voir à la pérennité des données, mais également le partage de celles-ci. Au moment de prévoir la récolte de données, il serait bien d'évaluer l'utilité de ces données dans un contexte plus large et prévoir dans les protocoles la façon dont ces données seront préservées. Il faut aussi s'attarder à la standardisation des protocoles, à l'usage d'un vocabulaire commun et au développement d'une plateforme unique. Finalement, il nous faut reconnaître le partage des données soit, par exemple, en citant les travaux d'origine ou les articles de données ou encore en proposant d'être co-auteurs aux contributeurs de données.

Le mot de la fin : l'avenir des sapinières de l'île d'Anticosti

L'hypothèse selon laquelle les grands herbivores en surabondance peuvent modifier les patrons de succession des écosystèmes et les mener vers des écosystèmes alternatifs et donc nuire à différentes composantes de la biodiversité est vérifiée sur l'île d'Anticosti (Potvin et al., 2003; Tremblay, 2005; Cardinal et al., 2012a, b; Brousseau et al., 2013; Barrette et al., données non publiées). Tremblay écrivait en 2005 :

« La perspective de la présence de changements difficilement réversibles dans les systèmes cerf-forêts requiert l'adoption du principe de précaution et d'une approche d'aménagement écosystémique. Cette approche implique une meilleure intégration des connaissances au sujet des relations écologiques [...] dans le but de maintenir l'intégrité des écosystèmes. Dans le contexte du système cerf-forêt de l'île d'Anticosti, cela se traduit par l'application de mesures de gestion qui vise à réduire les densités locales de cerfs. Des critères devront être établis pour déterminer les objectifs en termes de maintien de l'intégrité des écosystèmes et des indicateurs devront être définis pour mesurer l'atteinte de ces objectifs. »

Restaurer une sapinière fonctionnelle à l'île d'Anticosti en diminuant la densité de cerfs à au moins 7,5 cerfs/km² est possible (Chapitre 4). Le plan d'aménagement instauré en 2004 y arrive et favorise même plusieurs composantes de la biodiversité comme le montre les résultats de cette thèse. Le retour de la sapinière n'est pas total et concerne davantage un retour d'une composition fonctionnelle végétale

représentative d'une sapinière qu'un retour de la composition en espèces, ce qui se répercute sur certaines communautés animales. La méthode de gestion demande raffinement, mais elle montre déjà des résultats encourageants.

Bibliographie

- Aber, J.D., Melillo, J.M., 2001. *Terrestrial Ecosystems*. Second edition. Brooks Cole, Academic Press, San Diego, États-Unis.
- Agrawal, A.A., 2000. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in Plant Science* 5, 309–313.
- Allen, C., Savage, M., Falk, D., Suckling, K., Swetnam, T., Schulke, T., Stacey, P., Morgan, P., Hoffman, M., Klingel, J., 2002. Ecological restoration of routhwestern ponderosa pine ecosystems: a broad perspective. *Ecological Applications* 12, 1418–1433.
- Allombert, S., Stockton, S., Martin, J.-L., 2005a. A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conservation Biology* 19, 1917–1929.
- Allombert, S., Gaston, A., Martin, J.-L., 2005b. A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. *Biological Conservation* 126, 1–13.
- Anand, M., Desrochers, R., 2004. Quantification of restoration success using complex systems concepts and models. *Restoration Ecology* 12, 117–123.
- Anderson, R., 1994. Height of white-flowered trillium (*Trillium grandiflorum*) as an index of deer browsing intensity. *Ecological Applications* 4, 104–109.
- Archambault, L., Morissette, J., Bernier-Cardou, M., 1998. Forest succession over A 20-year period following clearcutting in balsam fir-yellow birch ecosystems of eastern Québec, Canada. *Forest Ecology and Management* 102, 61-74.
- Aubin, I., Gachet, S., Messier, C., Bouchard, A., 2007. How resilient are northern hardwood forests to human disturbance? An evaluation using a plant functional group approach. *Ecoscience* 14, 259–271.
- Aubin, I., Messier, C., Bouchard, A., 2008. Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? *Biological Conservation* 141, 2461-2476.
- Aubin, I., Ouellette, M.-H., Legendre, P., Messier, C., Bouchard, A., 2009. Comparison of two plant functional approaches to evaluate natural restoration along an old-field – deciduous forest chronosequence. *Journal of Vegetation Science* 20, 185–198.
- Baker, H.G., 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53, 997–1010.
- Balgooyen, C., Waller, D., 1995. The use of *Clintonia borealis* and other indicators to gauge impacts of white-tailed deer on plant communities in northern Wisconsin, USA. *Natural Areas Journal* 15, 308–318.
- Barbaro, L., Dutoit, T., Cozic, P., 2001. A six-year experimental restoration of biodiversity by shrub-clearing and grazing in calcareous grasslands of the French Prealps. *Biodiversity and Conservation* 10, 119–135.
- Barbaro, L., Van Halder, I., 2009. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* 32, 321–333.
- Barton, P.S., Manning, A.D., Gibb, H., 2011. Experimental reduction of native vertebrate grazing and addition of logs benefit beetle diversity at multiple scales. *Journal of Applied Ecology* 48, 943–951.
- Beaupré, P., Bédard, C., Dufour, C., Gingras, A., Malenfant, C., Potvin, F., 2004. Plan général d'aménagement intégré des ressources du milieu forestier de l'île d'Anticosti. Produits forestiers Anticosti inc, Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Pars et Société de la faune et des parcs du Québec, Québec, Canada.
- Beaupré, P., Bédard, C., Dufour, C., Gingras, A., Malenfant, C., Potvin, F., 2005. L'île d'Anticosti a son plan général d'aménagement intégré des ressources du milieu forestier. *La naturatliste Canadien* 129, 110–117.
- Beguín, J., Prévost, M., Pothier, D., Côté, S.D., 2009. Establishment of natural regeneration under severe browsing pressure from white-tailed deer after group seed-tree cutting with scarification on Anticosti Island. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 596–605.
- Belsky, A.J., 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 3, 187–200.
- Benayas, J., Newton, A., Diaz, A., Bullock, J., 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by

- ecological restoration: a meta-analysis. *Science*, 325, 1121–1124.
- Bibby, C.J., Burgess, N.D., Hill, D.A., Mustoe, S.H., 2000. Bird census techniques. Second edition. Academic Press. London, Angleterre.
- Bisby, F.A., Coddington, J., Thrope, J.P., Smartt, J., Hengeveld, R., Edwards, P.J., Duffield, S.J., 1995. Characterization of biodiversity. Heywood, V.H., Watson, T.T., Baste, I. (Eds.), Global biodiversity assessment. Cambridge University Press, Cambridge, États-Unis.
- Botta-Dukát, Z., 2009. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16, 533–540.
- Brais, S., Bélanger, N., Camiré, C., Drouin, P., Paré, D., Robitaille, A., Brazeau, M., Brown, J.-L., 2009. Géologie, dépôts de surface et sols forestiers. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. (Eds.), Manuel de foresterie. Éditions MultiMondes, Québec, Canada.
- Brooks, R., O'Connell, T., Wardrop, D., 1998. Towards a regional index of biological integrity: the example of forested riparian ecosystems. *Environmental Monitoring and Assessment* 51, 131–143.
- Brousseau, P.-M., Hébert, C., Cloutier, C., Côté, S.D., 2013. Short-term effects of reduced white-tailed deer density on insect communities in a strongly overbrowsed boreal forest ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 22, 77–92.
- Brown, K.S., 1997. Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *Journal of Insect Conservation* 1, 25–42.
- Brye, K., Kucharik, C., 2003. Carbon and nitrogen sequestration in two prairie topochronosequences on contrasting soils in southern Wisconsin. *The American Midland Naturalist* 149, 90–103.
- Cadotte, M.W., 2007. Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology* 88, 823–829.
- Caldwell, M.M., Richards, J.H., Johnson, D.A., Nowak, R.S., Dzurec, R.S., 1981. Coping with herbivory: Photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron bunchgrasses*. *Oecologia* 50, 14–24.
- Cardinal, E., Martin, J.-L., Côté, S.D., 2012a. Large herbivore effects on songbirds in boreal forests: lessons from deer introduction on Anticosti Island. *Ecoscience* 19, 38–47.
- Cardinal, E., Martin, J.-L., Tremblay, J.-P., Côté, S.D., 2012b. An experimental study of how variation in deer density affects vegetation and songbird assemblages of recently harvested boreal forests. *Canadian Journal of Zoology* 90, 704–713.
- Carignan, V., Villard, M.-A., 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78, 45–61.
- Carpenter, S., Walker, B., Anderies, J.M., Abel, N., 2001. From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* 4, 765–781.
- Casabon, C., Pothier, D., 2008. Impact of deer browsing on plant communities in cutover sites on Anticosti Island. *Ecoscience* 15, 389–397.
- Chew, R.M., 1982. Changes in herbaceous and suffrutescent perennials in grazed and ungrazed desertified grassland in southeastern Arizona, 1958-1978. *American Midland Naturalist* 108, 159–169.
- Choi, Y. D. 2004. Theories for ecological restoration in changing environment: Toward 'futuristic' restoration. *Ecological Research* 19, 75–81.
- Choi, Y.D., 2007. Restoration ecology to the future: A call for new paradigm. *Restoration Ecology* 15, 351–353.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs- High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* 199, 1302–1310.
- Conover, M., 2001. Effect of hunting and trapping on wildlife damage. *Wildlife Society Bulletin* 29, 521–532.
- Convention on Biological Diversity (CBD), 1992. Disponible à partir de <http://www.biodiv.org> (accès janvier 2013).
- Cooke, A., Farrell, L., 2001. Impact of muntjac deer (*Muntiacus reevesi*) at Monks Wood National Nature Reserve, Cambridgeshire, eastern England. *Forestry* 74, 241–250.
- Cornelissen, J.H.C., Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Grime, J.P., Marzano, B., Cabido, M., Vendramini, F., Cerabolini, B., 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143, 191–200.

- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., Waller, D.M., 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 113–147.
- Côté, S.D., 2005. Extirpation of a large black bear population by introduced White-Tailed deer. *Conservation Biology* 19, 1668–1671.
- Coughenour, M., 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72, 852–863.
- Crête, M., Ouellet, J.-P., Lesage, L., 2001. Comparative effects on plants of caribou/reindeer, moose and white-tailed deer herbivory. *Arctic* 54, 407–417.
- Daigle, C., Crête, M., Lesage, L., Ouellet, J.-P., Huot, J., 2004. Summer diet of two white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, populations living at low and high density in southern Québec. *The Canadian Field-Naturalist* 118, 360–367.
- Dale, V., Beyeler, S., 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1, 3–10.
- D'Astous, A., Poulin, M., Aubin, I., Rochefort, L. sous press. Using functional diversity as an indicator of restoration success of a cut-over bog. *Ecological Engineering*.
- Davidson, S.B., Overton, C., Buneman, P., 1995. Challenges in integrating biological data sources. *Journal of Computational Biology* 2, 557–572.
- de Bello, F., Lepš, J., Sebastià, M., 2005. Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology* 42, 824–833.
- de Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C., 2010. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science* 21, 992–1000.
- de Chazal, J., Rounsevell, M.D.A., 2009. Land-use and climate change within assessments of biodiversity change: a review. *Global Environmental Change* 19, 306–315.
- DeCáceres, M., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90, 3566–3574.
- DeCáceres, M., Legendre, P., Moretti, M., 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119, 1674–1684.
- DeCáceres, M., Legendre, P., Wiser, S.K., Brotons, L., 2012. Using species combinations in indicator value analyses. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 973–982.
- DeLong Jr, J., 1996. Defining biodiversity. *Wildlife Society Bulletin* 24, 738–749.
- Demars, B., Kemp, J., Friberg, N., 2012. Linking biotopes to invertebrates in rivers: biological traits, taxonomic composition and diversity. *Ecological Indicators* 23, 301–311.
- Desrochers, A., Rochefort, L., Savard, J.P.L., 1998. Avian recolonization of Eastern Canadian bogs after peat mining. *Canadian Journal of Zoology* 76, 989–997.
- Deveny, A.J., Fox, L.R., 2006. Indirect interactions between browsers and seed predators affect the seed bank dynamics of a chaparral shrub. *Oecologia* 150, 69–77.
- Díaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol Evol* 16, 646–655.
- Díaz, S., Noy-Meir, I., Cabido, M., 2001. Can grazing response of herbaceous plants predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38, 497–508.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanovess, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., Campbell, B.D., 2007. Plant trait response to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology* 12, 1–29.
- Dolédec, S., Chessel, D., 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species--environment relationships. *Freshwater biology* 31, 277–294.
- Donohue, I., Petchey, O.L., Montoya, J.M., Jackson, A.L., McNally, L., Viana, M., Healy, K., Lurgi, M., O'Connor, N.E., Emmerson, M.C., 2013. On the dimensionality of ecological stability. *Ecology Letters* 16, 421–429.
- Dostaler, S., Ouellet, J., Therrien, J.-F., 2011. Are feeding preferences of white-tailed deer related to plant constituents? *Journal of Wildlife Management* 75, 913–918.
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible

- asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67, 345–366.
- Dufresne, M., Bradley, R., Tremblay, J.-P., Côté, S.D., 2011. Evidence that soil depth and clay content control the post-disturbance regeneration of balsam fir and paper birch under heavy browsing from deer. *Ecoscience* 18, 363–368.
- Egan, D., Howell, E.A., 2001. *The historical ecology handbook: a restorationist's guide to reference ecosystems*. Island Press, Washington DC, États-Unis.
- Ehrlich, P.R., Raven, P.H., 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18, 586–608.
- Environment Canada., 2012. National Climate Data and Information Archive, Disponible à partir de <http://www.climate.weatheroffice.gc.ca> (accès novembre 2012).
- Erhenfeld, J.G., 2001. Defining the limit of restoration : the need for realistic goals. *Restoration Ecology* 8, 2–9.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 487–515.
- Faith, D.P., 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61, 1–10.
- Faith D.P., 2007. Biodiversity: The Stanford Encyclopedia of Philosophy. Stanford University, Stanford, États-Unis.
- Faure-Lacroix, J., 2012. Modulation des relations de contrôle par les herbivores et les ressources sur les plantations de sapin baumier à l'île d'Anticosti. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, Canada.
- Flowerdew, J.R., Ellwood, S.A., 2001. Impacts of woodland deer on small mammal ecology. *Forestry* 74, 277–287.
- Forister, M.L., McCall, A.C., Sanders, N.J., Fordyce, J.A., Thorne, J.H., O'Brien, J., Waetjen, D.P., Shapiro, A.M., 2010. Compounded effects of climate change and habitat alteration shift patterns of butterfly diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 2088–2092.
- Fox, J.W., 2013. The inetermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 86–92.
- Frank, D., Inouye, R., Huntly, N., Minshall, G.W., Anderson, J., 1994. The biogeochemistry of a north-temperate grassland with native ungulates: Nitrogen dynamics in Yellowstone National Park. *Biogeochemistry* 26, 163–188.
- Fries, C., Johansson, O., Pettersson, B., Simonsson, P., 1997. Silvicultural models to maintain and restore natural stand structures in Swedish boreal forests. *Forest Ecology and Management* 94, 89–103.
- Fuller, R.J., 2001. Responses of woodland birds to increasing numbers of deer: a review of evidence and mechanisms. *Forestry* 74, 289–298.
- Funk, J., Cleland, E., Suding, K., 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 695–703.
- Gardner, S., Hartley, S., Davies, A., Palmer, S., 1997. Carabid communities on heather moorlands in northeast Scotland: the consequences of grazing pressure for community diversity. *Biological Conservation* 81, 275–286.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada.
- Gerisch, M., Dziock, F., Schanowski, A., 2012. Community resilience following extreme disturbances: The response of ground beetles to a severe summer flood in a Central European lowland stream. *River Research and Applications* 28, 81–92.
- Giardina, C.P., Litton, L.M., Thaxton, J.M., Cordell, S., Hadway, L.J., Sandquist, D.R., 2007. Science driven restoration: a candle in a demon haunted world—response to Cabin. *Restoration Ecology* 15, 171–176.
- Gill, R.M.A., 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. *Forestry* 65, 145–

- Gill, R.M.A., Morgan, G., 2010. The effects of varying deer density on natural regeneration in woodlands in lowland Britain. *Forestry* 83, 53–63.
- Goble, C., Stevens, R., 2008. State of the nation in data integration for bioinformatics. *Journal of Biomedical Informatics* 41, 687–693.
- Grace, J.B., 1991. A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Functional Ecology* 5, 583–587.
- Grandtner, M.M., 1966. La végétation forestière du Québec méridional. Presse de l'Université Laval. Québec, Canada.
- Gray, J., 1989. Effects of environmental stress on species rich assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society* 37, 19–32.
- Gressitt, J., Gressitt, M., 1962. An improved Malaise trap 1. *Pacific insects* 4, 87–90.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111, 1169–1194.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., Hendry, G.A.F., Ashenden, T.W., Askew, A.P., Band, S.R., Booth, R.E., Bossard, C.C., Campbell, B.D., Cooper, J.E.L., Davison, A.W., Gupta, P.L., Hall, W., Hand, D.W., Hannah, M.A., Hillier, S.H., Hodgkinson, D.J., Jalili, A., Liu, Z., Mackey, J.M.L., Matthews, N., Mowforth, M.A., Neal, A.M., Reader, R.J., Reiling, K., Ross-Fraser, W., Spencer, R.E., Sutton, F., Tasker, D.E., Thorpe, P.C., Whitehouse, J. 1997. Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. *Oikos* 79, 259–281.
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902–910.
- Grime, J.P., 2001. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. Wiley Editions. Chichester, Angleterre.
- Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17, 255–260.
- Grondin, P., Berger, J.-P., Landry, Y., Leboeuf, P., 2007. Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 5j - Île d'Anticosti et îles de Mingan de même que 5k - Îles de la Madeleine. Québec: Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Forêt Québec, Québec, Canada.
- Handfield, L., 2011. Les papillons du Québec – Guide d'identification. Broquet, Saint-Constant, Canada.
- Hanley, M.E., Lamont, B.B., Fairbanks, M.M., Rafferty, C.M., 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology* 8, 157–178.
- Hébert, C., Jobin, L., Fréchette, M., Pelletier, G., 2000. An efficient pit-light trap to study beetle diversity. *Journal of Insect Conservation* 4, 191–202.
- Hedberg, P., Saetre, P., Sundberg, S., Rydin, H., Kotowski, W. sous press. A functional trait approach to fen restoration analysis. *Applied Vegetation Science*.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Leikola, N., Pöyry, J., Settele, J., Kudrna, O., Marmion, M., Fronzek, S., Thuiller, W., 2010. Assessing the vulnerability of European butterflies to climate change using multiple criteria. *Biodiversity and Conservation* 19, 695–723.
- Hérault, B., O. Honnay, D. Thoen. 2005. Evaluation of the ecological restoration potential of plant communities in Norway spruce plantations using a life trait based approach." *Journal of Applied Ecology* 42, 536–545.
- Hermes, D., Mattson, W., 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67, 283–335.
- Hester, A.J., Scogings, P.F., Trollope, W.S.W., 2006. Long-term impacts of goat browsing on bush-clump dynamics in a semi-arid subtropical savanna. *Plant Ecology* 183, 277–290.
- Hidding, B., Tremblay, J.-P., Côté, S.D., 2012. Survival and growth of balsam fir seedlings and saplings under multiple controlled ungulate densities. *Forest Ecology and Management* 276, 96–103.
- Hobbs, N.T., 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *The Journal of Wildlife Management* 60, 695–713.
- Hobbs, R.J., Norton, D.A., 1996. Commentary: Towards a Conceptual Framework for Restoration Ecology. *Restoration Ecology* 4, 93–110.

- Hobbs, R.J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J.S., Bridgewater, P., Cramer, V.A., Epstein, P.R., Ewel, J.J., Klink, C.A., Lugo, A.E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D.M., Sanderson, E.W., Valladares, F., Vila, M., Zamora, R., Zobel, M., 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15, 1–7.
- Hochberg, Y., 1988. A sharper Bonferroni procedure for multiple tests of significance. *Biometrika* 75, 800–802.
- Hooper, D.U., Solan, M., Symstad, A., Diaz, S., Gessner, M.O., Buchmann, N., Degrange, V., Grime, J.P., Hulot, F., Mermillod-Blondin, F., Roy, J., Spehn, E., van Peer, L., 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and ecosystems functioning: a current synthesis*. Oxford University Press, Oxford, Angleterre.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., III, Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., LA, H.S., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75, 3–35.
- Horsley, S.B., Marquis, D.A., 1983. Interference by weeds and deer with Allegheny hardwood reproduction. *Canadian Journal of Forest Research*. 13, 61–69.
- Horsley, S.B., Stout, S., deCalesta, D.S., 2003. White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecological Applications* 13, 98–118.
- Huot, J., 1982. Body condition and food resources of white-tailed deer on Anticosti Island, Québec. Thèse de doctorat, University of Alaska, Fairbanks, États-Unis.
- Hurlbert, S., 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52, 577–586.
- ITIS., 2013. Integrated Information Taxonomic System, Disponible à partir de <http://www.itis.gov> (accès janvier 2013).
- Jabot, F., Pottier, J., 2012. A general modelling framework for resource-ratio and CSR theories of plant community dynamics. *Journal of Ecology* 100, 1296–1302.
- Jansen, A., 2005. Avian use of restoration plantings along a creek linking rainforest patches on the Atherton Tablelands, North Queensland. *Restoration Ecology* 13, 275–283.
- Jaramillo, V.J., Detling, J.K., 1988. Grazing history, defoliation, and competition: effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. *Ecology* 69, 1599–1608.
- Jobin, L.J., Coulombe, C., 1992. The Luminocr insect trap®. Forestry Canada-Québec Region. Sainte-Foy, Que. Information Leaflet LFC 26.
- Johnson, K.H., Vogt, K.A., Clark, H., Schmitz, S., Vogt, D. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 11, 372–377.
- Jonasson, S., 1988. Evaluation of the point intercept method for the estimation of plant biomass. *Oikos* 52, 101–106.
- Jones, M.B., Schildhauer, M.P., Reichman, O.J., 2006. The new bioinformatics: integrating ecological data from the gene to the biosphere. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 519–544.
- Jordan, W., Gilpin, M., Aber, J., 1987. *Restoration Ecology: A Synthetic Approach to Ecological Research*. Cambridge University Press, Cambridge, Angleterre.
- Kahmen, S., Poschlod, P., Schreiber, K., 2002. Conservation management of calcareous grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. *Biological Conservation* 104, 319–328.
- Keddy, P., 1992. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* 6, 621–626.
- Kentula, M., 2000. Perspectives on setting success criteria for wetland restoration. *Ecological Engineering* 15, 199–209.
- Kéry, M., Plattner, M., 2007. Species richness estimation and determinants of species detectability in butterfly monitoring programmes. *Ecological Entomology* 32, 53–61.
- Kevan, P.G., Baker, H.G., 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomology* 28, 407–453.
- King, E.G., Hobbs, R.J., 2006. Identifying linkages among conceptual models of ecosystem degradation and restoration: towards an integrative framework. *Restoration Ecology* 14, 369–378.

- Kotze, D.J., Samways, M.J., 1999. Support to the multi-taxa approach in biodiversity assessment, as shown by epigeic invertebrates in an Afrotropical forest archipelago. *Journal of Insect Conservation* 3, 125–143.
- Kremen, C., 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* 8, 468–479.
- Kruess, A., Tschamtker, T., 2002. Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies, and trapping bees and wasps. *Conservation Biology* 16, 1570–1580.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305.
- Laliberté, E., Wells, J.A., Declerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., Mcnamara, S., Morgan, J.W., Merlos, D.S., Vesk, P.A., Mayfield, M.M., 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13, 76–86.
- Lamoureux, J., Pelletier, A., Bélanger, M., Larocque, C., 2007. Inventaire aérien de l'original dans les réserves fauniques de Matane et de Dunière à l'hiver 2007. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Québec.
- Landsberg, J., Lavorel, S., Stol, J., 1999. Grazing response groups among understory plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science* 10, 683–696.
- Laroche, V., Pellerin, S., Brouillet, L., 2012. White fringed orchid as indicator of sphagnum bog integrity. *Ecological Indicators* 14, 50–55.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12, 474–478.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Grigulis, K., 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups? *Journal of Vegetation Science* 10, 661–672.
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545–556.
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R.D., de Bello, F., Berq, M., Le Roux, X., Moretti, M., Mulder, C., Díaz, S., Harrington, R., *sous presse*. Linking functional diversity of plants and other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of vegetation science*.
- Lawton, J.H., 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84, 177–192.
- Lebel, F., Dussault, C., Massé, A., Côté, S.D., 2012. Influence of habitat features and hunter behavior on white-tailed deer harvest. *The Journal of Wildlife Management* 76, 1431–1440.
- Lefort, S., 2002. Habitat hivernal du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) à l'île d'Anticosti. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, Canada.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical ecology, Second edition. Elsevier, Amsterdam, Pays-Bas.
- Legendre, P., Gallagher, E., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280.
- Lepš, P.J., Šmilauer, P., 2003. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press, Cambridge, Angleterre.
- Lepš, J., de Bello, F., Lavorel, S., Berman, S., 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* 78, 481–501.
- Loison, A., Langvatn, R., 1998. Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia* 116, 489–500.
- Loreau, M., Behra, N., 1999. Phenotypic diversity and stability of ecosystem processes. *Theoretical Population Biology* 56, 29–47.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107, 433–438.
- Luck, G., Lavorel, S., McIntyre, S., 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81, 1065–1076.
- MacArthur, R.H., Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101, 377–385.

- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, New Jersey, États-Unis.
- Magurran, A.E., 2004. Measuring biological diversity. *African Journal of Aquatic Science* 29, 285–286.
- Maillard, D., Calenge, C., Jacobs, T., Gaillard, J.M., Merlot, L., 2001. The Kilometric Index as a monitoring tool for populations of large terrestrial animals: a feasibility test in Zakouma National Park, Chad. *African Journal of Ecology* 39, 306–309.
- Malhi, Y., Baldocchi, D.D., Jarvis, P.G., 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant, Cell and Environment* 22, 715–740.
- Manier, D.J., Hobbs, N.T., 2006. Large herbivores influence the composition and diversity of shrub-steppe communities in the rocky mountains, USA. *Oecologia* 146, 641–651.
- Marques, F.F., Buckland, S.T., Goffin, D., Dixon, C.E., Borchers, D.L., Mayle, B.A., Peace, A.J., 2001. Estimating deer abundance from line transect surveys of dung: sika deer in southern Scotland. *Journal of Applied Ecology* 38, 349–363.
- Martin, J.-L., Baltzinger, C., 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. *Canadian Journal Forest Research* 32, 1254–1264.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112–118.
- Mathisen, K.M., Buhtz, F., Danell, K., Bergström, R., Skarpe, C., Suominen, O., Persson, I.L., 2010. Moose density and habitat productivity affects reproduction, growth and species composition in field layer vegetation. *Journal of Vegetation Science* 21, 705–716.
- McCullough, D.R., 1997. Irruptive behavior in ungulates. McShea, W.J., Underwood, H.B., Rappole, J.H. (Eds.), *The science of overabundance: deer ecology and population management*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, États-Unis.
- McInnes, P., Naiman, R., Pastor, J., Cohen, Y., 1992. Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology* 73, 2059–2075.
- McNaughton, S.J., 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist* 113, 691–703.
- McNaughton, S.J., 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40, 329–336.
- McShea, W.J., Rappole, J.H., 1992. White-tailed deer as a keystone species within forest habitats of Virginia. *Virginia Journal of Science* 43, 177–186.
- McShea, W.J., Rappole, J.H., 1997. Herbivores and the ecology of forest understory birds. McShea, W.J., Underwood, H.B., Rappole, J.H. (Eds.), *The science of overabundance: deer ecology and population management*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, États-Unis.
- McShea, W., Rappole, J., 2000. Managing the abundance and diversity of breeding bird populations through manipulation of deer populations. *Conservation Biology* 14, 1161–1170.
- Melis, C., Sundby, M., Andersen, R., Moksnes, A., Pedersen, B., Roskaft, E., 2007. The role of moose *Alces alces* L. in boreal forest- the effect on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) abundance and diversity. *Biodiversity and Conservation* 16, 1321–1335.
- Mills, G.S., Dunning, J., Bates, J.M., 1991. The relationship between breeding bird density and vegetation volume. *The Wilson Bulletin* 103, 468–479.
- Morellet, N., Champely, S., Gaillard, J.-M., Ballon, P., Boscardin, Y., 2001. The browsing index: new tool uses browsing pressure to monitor deer populations. *Wildlife Society Bulletin* 29, 1242–1252.
- Morellet, N., Gaillard, J.-M., Hewison, A.J.M., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., Klein, F., Maillard, D., 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology* 44, 634–643.
- Moretti, M., Legg, C., 2009. Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. *Ecography* 32, 299–309.
- Moretti, M., DeCáceres, M., Pradella, C., Obrist, M.K., Wermelinger, B., Legendre, P., Duelli, P., 2010. Fire-induced taxonomic and functional changes in saproxylic beetle communities in fire sensitive regions. *Ecography* 33, 760–771.
- Moritz, T., Krishnan, S., Roberts, D., Ingwersen, P., Agosti, D., Penev, L., Cockerill, M., Chavan, V., 2011.

- Towards mainstreaming of biodiversity data publishing: recommendations of the GBIF Data Publishing Framework Task Group. *Bioinformatics* 12, 1–10.
- Mulder, C.P.H., 1999. Vertebrate herbivores and plants in the Arctic and subarctic: effects on individuals, populations, communities and ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematic* 2, 29–55.
- Nagendra, H., 2002. Opposite trends in response for the Shannon and Simpson indices of landscape diversity. *Applied Geography* 22, 175–186.
- Navas, M.L., Moreau-Richard, J., 2005. Can traits predict the competitive response of herbaceous Mediterranean species? *Acta Oecologica* 27, 107–114.
- Newmaster, S.G., Bell, F.W., Roosenboom, C.R., Cole, H.A., Towill, W.D., 2006. Restoration of floral diversity through plantations abandoned agricultural land. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 1218–1235.
- Noss, R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4, 355–364.
- Ormerod, S., 2003. Restoration in applied ecology: editor's introduction. *Journal of Applied Ecology* 40, 44–50.
- Pakeman, R.J., 2004. Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Journal of Ecology* 92, 893–905.
- Pakeman, R.J., 2011. Multivariate identification of plant functional response and effect traits in an agricultural landscape. *Ecology* 92, 1353–1365.
- Paine, R.T., 2000. Phycology for the mammalogist: marine rocky shores and mammal-dominated— How different are the structure processes? *Journal of Mammalogy* 81, 637–648.
- Parsons, A.J., Penning, P.D., 1988. The effect of the duration of regrowth on photosynthesis, leaf death and the average rate of growth in a rotationally grazed sward. *Grass and Forage Science* 43, 15–27.
- Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R., McInnes, P., Cohen, Y., 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology* 74, 467–480.
- Pavoine, S., Dolédec, S., 2005. The apportionment of quadratic entropy: a useful alternative for partitioning diversity in ecological data. *Environmental and Ecological Statistics* 12, 125–138.
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., De Bélair, G., Bonsall, M.B., 2011. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology* 99, 165–175.
- Peet, R.K., 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 285–307.
- Pellet, J., 2008. Seasonal variation in detectability of butterflies surveyed with Pollard walks. *Journal of Insect Conservation* 12, 155–162.
- Perrins, C., Overall, R., 2001. Effect of increasing numbers of deer on bird populations in Wytham Woods, central England. *Forestry* 74, 299–309.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences* 269, 1721–1727.
- Pettorelli, N., Côté, S.D., Gingras, A., Potvin, F., Huot, J., 2007. Aerial surveys vs hunting statistics to monitor deer density: the example of Anticosti Island, Quebec, Canada. *Wildlife Biology* 13, 321–327.
- Picket, S.T.A., 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. Likens, G.E. (Ed.), *Long-term studies in ecology: approaches and alternatives*. Springer-Verlag New-York Inc., New York, États-Unis.
- Pielou, E., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13, 131–144.
- Pietz, P.J., Granfors, D.A., 2000. White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) predation on grassland songbird nestlings. *The American Midland Naturalist* 144, 419–422.
- Pimlott, D.H., 1963. Influence of deer and moose on boreal forest vegetation in two areas of Eastern Canada. *International Union of Game Biologists Congress* 6, 106–116.
- Pimm, S.L., 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307, 321–326.
- Poff, N.L.R., 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in

- stream ecology. *Journal of North American Benthological Society* 16, 391–409.
- Poschlod, P., Kleyer, M., Jackel, A.-K., Dannemann, A., Tackenberg, O., 2003. BIOPOP – a database of plant traits and internet application for nature conservation. *Folia Geobotanica* 38, 263–271.
- Potvin, F., Beaupré, P., Laprise, G., 2003. The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Québec: a 150-year process. *Ecoscience* 10, 487–495.
- Potvin, F., Breton, L., 2005. Testing 2 aerial survey techniques on deer in fenced enclosures-visual double-counts and thermal infrared sensing. *Wildlife Society Bulletin* 33, 317–325.
- Pöyry, J., Lindgren, S., Salminen, J., Kuussaari, M., 2005. Responses of butterfly and moth species to restored cattle grazing in semi-natural grasslands. *Biological Conservation* 122, 465–478.
- Pywell, R., Bullock, J., Roy, D., Warman, L., Walker, K., Rothery, P., 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology* 40, 65–77.
- Rainio, J., Niemelä, J., 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 12, 487–506.
- Rao, C., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21, 24–43.
- Reader, R.J., 1998. Relationship between species relative abundance and plant traits for an infertile habitat. *Plant Ecology* 134, 43–51.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62, 365–392.
- Reich, P.B., Ellsworth, D., Walters, M., Vose, J., Gresham, C., Volin, J., Bowman, W., 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80, 1955–1969.
- Reza, M., Abdullah, S., 2011. Regional index of ecological integrity: a need for sustainable management of natural resources. *Ecological Indicators* 11, 220–229.
- Ricotta, C., Moretti, M., 2010. Assessing the functional turnover of species assemblages with tailored dissimilarity matrices. *Oikos* 119, 1089–1098.
- Rooney, T., Dress, W., 1997. Species loss over sixty-six years in the ground-layer vegetation of Heart's Content, an old-growth forest in Pennsylvania, USA. *Natural Areas Journal* 17, 297–305.
- Rooney, T.P., 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry* 74, 201–208.
- Rooney, T.P., Waller, D.M., 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 181, 165–176.
- Royo, A., Collins, R., Adams, M., Kirschbaum, C., Carson, W., 2010. Pervasive interactions between ungulate browsers and disturbance regimes promote temperate forest herbaceous diversity. *Ecology* 91, 93–105.
- Ruohomäki, K., Kaitaniemi, P., Kozlov, M., 1996. Density and performance of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) along three air pollution gradients in northern Europe. *Journal of Applied Ecology* 33, 773–785.
- Sandel, B., Corbin, J., Krupa, M., 2011. Using plant functional traits to guide restoration: a case study in California coastal grassland. *Ecosphere* 2, 1–16.
- Sattler, T., Borcard, D., Arlettaz, R., Bontadina, F., Legendre, P., Obrist, M., Moretti, M., 2010. Spider, bee, and bird communities in cities are shaped by environmental control and high stochasticity. *Ecology* 91, 3343–3353.
- Saucier, J.-P., Grondin, P., Robitaille, A., Gosselin, J., Morneau, C., Richard, P.J.H., Brisson, J., Sirois, L., Leduc, A., Morin, H., Thiffault, É., Gauthier, S., Lavoie, C., Payette, S., 2009. *Écologie forestière. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. (Eds.), Manuel de foresterie. Éditions MultiMondes, Québec, Canada.*
- Scheffer, M., Carpenter, S.R., 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 648–656.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C., 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80, 469–484.
- Schütz, M., Risch, A.C., Leuzinger, E., Krüsi, B.O., Achermann, G., 2003. Impact of herbivory by red deer (*Cervus elaphus* L.) on patterns and processes in subalpine grasslands in the Swiss National Park.

- Forest Ecology and Management 181, 177–188.
- Šerá, B., Šerý, M., 2004. Number and weight of seeds and reproductive strategies of herbaceous plants. *Folia Geobotanica* 39, 27–40.
- Simard, A.M., Côté, S.D., Weladji, R.B., Huot, J., 2008. Feedback effects of chronic browsing on life-history traits of a large herbivore. *Journal of Animal Ecology* 77, 678–686.
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1963. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Champaign, États-Unis.
- Simpson, E., 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163, 688–688.
- Smart, J., Ward, A., White, P., 2004. Monitoring woodland deer populations in the UK: an imprecise science. *Mammal Review* 34, 99–114.
- Society for Ecological Restoration International Science (SER), 2004. The SER international primer on ecological restoration, Disponible à partir de www.ser.org (accès avril 2013).
- Stein, L.D., 2003. Integrating biological databases. *Nature Reviews Genetics* 4, 337–345.
- Stone, P., Snell, H., 1994. Behavioral diversity as biological diversity: introduced cats and lava lizard wariness. *Conservation Biology* 8, 569–573.
- Strauss, S., Agrawal, A., 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 179–185.
- Struhsaker, T.T., Lwanga, J.S., Kasenene, J.M., 1996. Elephants, selective logging and forest regeneration in the Kibale Forest, Uganda. *Journal of Tropical Ecology* 12, 45–34.
- Suominen, O., Niemelä, J., Martikainen, P., Niemelä, P., 2003. Impact of reindeer grazing on ground-dwelling Carabidae and Curculionidae assemblages in Lapland. *Ecography* 26, 503–513.
- Sutherland, J.P., 1990. Perturbations, resistance, and alternative views of the existence of multiple stable points in nature. *American Naturalist*, 136, 270–275.
- Takacs, D., 1996. *The idea of biodiversity- Philosophies of paradise*, The John Hopkins University Press. Baltimore, État-Unis.
- Takada, M., Asada, M., Miyashita, T., 2001. Regional differences in the morphology of a shrub *Damnacanthus indicus*: an induced resistance to deer herbivory? *Ecological Research* 16, 809–813.
- Taylor, D.R., Aarssen, L.W., Loehle, C., 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos* 58, 239–250.
- ter Braak, C.J.F., 1988. Partial canonical correspondence analysis. Bock, H.H. (Ed.), *Classification and related methods of data analysis*. Springer, Amsterdam, Pays-Bas.
- Tiffin, P., 2000. Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know? *Evolution and Ecology* 14, 523–536.
- Tilman, D., 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist* 125, 827–852.
- Tilman, D., 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, États-Unis.
- Tilman, D., Wedin, D., 1991. Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology* 72, 685–700.
- Toms, J.D., Schmiegelow, F.K.A., Hannon, S.J., Villard, M.-A., 2006. Are point counts of boreal songbirds reliable proxies for more intensive abundance estimators? *The Auk* 123, 438–454.
- Tremblay, J.-P., 2005. Relations entre les perturbations induites par les cervidés et la dynamique de régénération des écosystèmes forestiers boréaux. Thèse de doctorat, Université Laval, Québec. Canada.
- Tremblay, J.-P., Thibault, I., Dussault, C., Huot, J., Côté, S.D., 2005. Long-term decline in white-tailed deer browse supply: can lichens and litterfall act as alternative food sources that preclude density-dependent feedbacks. *Canadian Journal of Zoology* 83, 1087–1096.
- Tremblay, J.-P., Huot, J., Potvin, F., 2006. Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. *Oecologia* 150, 78–88.
- Tremblay, J.-P., Huot, J., Potvin, F., 2007. Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *Journal of Applied Ecology* 44, 552–562.
- Tullos, D.D., Penrose, D.L., Jennings, G.D., Cope, W.G., 2009. Analysis of functional traits in reconfigured

- channels: implications for the bioassessment and disturbance of river restoration. *Journal of the North American Benthological Society* 28, 80–92.
- Turner, M. G., 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91, 2833–2849.
- Van den Brink, P.J., ter Braak, C.J.F., 1999. Principal response curves: analysis of time-dependent multivariate responses of biological community to stress. *Environmental Toxicology and Chemistry* 18, 138–148.
- Van der Waal, R., Brooker, R., 2004. Mosses mediate grazer impacts on grass abundance in arctic ecosystems. *Functional Ecology* 18, 77–86.
- Vásquez, D.P., Simberloff, D., 2003. Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecology Letters* 6, 1077–1083.
- Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. *Modern Applied Statistics*, Fourth edition, Springer-Verlag, New York, États-Unis.
- Viera, V., 2003. Effets à long terme du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) sur les communautés végétales de l'île d'Anticosti. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, Canada.
- Vile, D., Shipley, B., Garnier, E., 2006. Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters* 9, 1061–1067.
- Villéger, S., Mason, N., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301.
- Violle, C., Richarte, J., Navas, M.-L., 2006. Effects of litter and standing biomass on growth and reproduction of two annual species in a Mediterranean old-field. *Journal of Ecology* 94, 196–205.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892.
- Vourc'h, G., Martin, J.-L., Duncan, P., Escarré, J., Clausen, T.P., 2001. Defensive adaptations of *Thuja plicata* to ungulate browsing: a comparative study between mainland and island populations. *Oecologia* 126, 84–93.
- Waldbusser, G.G., Marinelli, R.L., Whitlatch, R.B., Visscher, P.T., 2004. The effects of infaunal biodiversity on biogeochemistry of coastal marine sediments. *Limnology and Oceanography* 49, 1482–1492.
- Walker, B., Holling, C., Carpenter, S., 2004. Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society* 9, 5–13.
- Wenhua, L., 2004. Degradation and restoration of forest ecosystems in China. *Forest Ecology and Management* 201, 33–41.
- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199, 213–227.
- White, P.S., Jentsch, A., 2001. The search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. *Progress in Botany* 63, 399–449.
- White, P.S., Walker, J.L., 1997. Approximating nature's variation: Selecting and using reference information in restoration ecology. *Restoration Ecology* 5, 338–349.
- Whittaker, R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279–338.
- Whittaker, R.H., 1975. *Communities and ecosystems*. Second edition. Macmillan, New York, États-Unis.
- Wiegman, S.M., Waller, D.M., 2006. Fifty years of change in northern upland forest understories: Identity and traits of “winner” and “loser” plant species. *Biological Conservation* 129, 109–123.
- Woodward, F., Diament, A., 1991. Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology* 5, 202–212.
- Wright, I., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827.
- Yachi S, Loreau M., 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 96, 1463–14688.
- Zimmermann, N.E., Kienast, F., 1999. Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: species versus

community approach. *Journal of Vegetation Science* 10, 469–482.

ANNEXE 1

Annexe 1. List of species sampled in the controlled browsing experiment on Anticosti Island. * Indicates common plant species included in statistical analysis. All animal taxa listed were used in analysis.

PLANTS

<i>Abies balsamea</i> *(ABIBAL)	<i>Clintonia borealis</i> *(CLIBOR)	<i>Lolium multiflorum</i> (LOLMUL)	<i>Puccinellia pumila</i> (PUCPUM)
<i>Achillea millefolium</i> (ACHIMIL)	<i>Conioselinum chinense</i> *(CONCHI)	<i>Lycopodium annotinum</i> *(LYCANN)	<i>Pyrola americana</i> (PYRAME)
<i>Actaea rubra</i> (ACTRUB)	<i>Coptis trifolia</i> *(COPGRO)	<i>Lycopodium clavatum</i> *(LYCCLA)	<i>Pyrola chlorantha</i> (PYRCHL)
<i>Amelanchier bartramiana</i> (AMEBAR)	<i>Cornus alternifolia</i> (CORALT)	<i>Lycopodium obscurum</i> (LYCOBS)	<i>Pyrola minor</i> (PYRMIN)
<i>Anaphalis margaritacea</i> (ANAMAR)	<i>Cornus canadensis</i> *(CORCAN)	<i>Maianthemum canadense</i> *(MAICAN)	<i>Ranunculus acris</i> *(RANACR)
<i>Anticlea elegans</i> (ZIGGLA)	<i>Cystopteris bulbifera</i> (CYSBUL)	<i>Melampyrum lineare</i> (MELLIN)	<i>Rhamnus alnifolia</i> (RHAALN)
<i>Aralia nudicaulis</i> (ARANUD)	<i>Dalibarda repens</i> (DALREP)	<i>Mitella nuda</i> *(MITNUD)	<i>Ribes glandulosum</i> (RIBGLA)
<i>Arctopoa eminens</i> (POAEMI)	<i>Deschampsia cespitosa</i> (DESCES)	<i>Monotropa uniflora</i> (MONUNI)	<i>Ribes lacustre</i> *(RIBLAC)
<i>Athyrium filix-femina</i> *(ATHFIL)	<i>Deschampsia flexuosa</i> (DESFLE)	<i>Nabalus altissimus</i> (PREALT)	<i>Rubus idaeus</i> *(RUBIDA)
<i>Betula papyrifera</i> * (BETPAP)	<i>Diervilla lonicera</i> (DIELON)	<i>Nabalus trifoliolatus</i> *(PRETRI)	<i>Rubus pubescens</i> *(RUBPUB)
<i>Botrychium virginianum</i> (BOTVIR)	<i>Diphasiastrum complanatum</i> (DIPCOM)	<i>Omalotheca sylvatica</i> (GNASYL)	<i>Rumex acetosella</i> (RUMACE)
<i>Bromus ciliatus</i> *(BROCIL)	<i>Dryopteris carthusiana</i> *(DRYSPI)	<i>Orthilia secunda</i> (PYRSEC)	<i>Sanguisorba canadensis</i> (SANCAN)
<i>Calamagrostis canadensis</i> *(CALCAN)	<i>Elymus repens</i> *(AGRREP)	<i>Oryzopsis asperifolia</i> *(ORYASP)	<i>Sanicula marilandica</i> (SANMAR)
<i>Campanula rotundifolia</i> (CAMROT)	<i>Epigaea repens</i> (EPIREP)	<i>Osmorhiza claytonii</i> *(OSMCLA)	<i>Schizachne purpurascens</i> *(SCHPUR)
<i>Carex arctata</i> (CARARC)	<i>Epilobium hornemannii</i> (EPIHOR)	<i>Osmundastrum cinnamomeum</i> (OSMCIN)	<i>Sisyrinchium angustifolium</i> (SYSANG)
<i>Carex atrata</i> (CARATR)	<i>Epilobium palustre</i> (EPIPAL)	<i>Oxalis montana</i> *(OXAMON)	<i>Sisyrinchium. Montanum</i> (SYSMON)
<i>Carex brunnescens</i> (CARBRU)	<i>Equisetum arvense</i> *(EQUARV)	<i>Packera aurea</i> *(SENAUR)	<i>Solidago macrophylla</i> *(SOLMAC)
<i>Carex canescens</i> (CARCAN)	<i>Equisetum pratense</i> (EQUpra)	<i>Petasites frigidus var. palmatus</i> *(PETPAL)	<i>Solidago uliginosa</i> (SOLULI)
<i>Carex capillaris</i> *(CARCAP)	<i>Equisetum scirpoides</i> *(EQUSCI)	<i>Phegopteris connectilis</i> (PHECON)	<i>Sonchus arvensis</i> (SONARV)
<i>Carex castanea</i> (CARCAS)	<i>Equisetum. sylvaticum</i> * (EQUAYL)	<i>Phleum pratense</i> (PHLPRA)	<i>Sorbus americana</i> (SORAME)
<i>Carex conoidea</i> (CARCON)	<i>Eurybia r�dula</i> (ASTRAD)	<i>Picea glauca</i> *(PICGLA)	<i>Stellaria graminea</i> (STEGRA)
<i>Carex deweyana</i> (CARDEW)	<i>Fragaria virginiana</i> *(FRAVIR)	<i>Picea mariana</i> *(PICMAR)	<i>Streptopus lanceolatus var. lanceolatus</i> *(STRROS)
<i>Carex disperma</i> (CARDIS)	<i>Galearis rotundifolia</i> (ORCROT)	<i>Pilosella caespitosa</i> (HIEPRA)	<i>Symphotrichum novi-belgii</i> (ASTNOV)
<i>Carex echinata</i> (CARECH)	<i>Galium triflorum</i> *(GALTRI)	<i>Pilosella officinarum</i> (HIEOFF)	<i>Taraxacum officinale</i> *(TAROFF)
<i>Carex flava</i> (CARFLA)	<i>Gaultheria hispidula</i> *(GAUHIS)	<i>Pilosella piloselloides</i> subsp. <i>Piloselloides</i> (HIEPIL)	<i>Thelypteris noveboracensis</i> (THENOV)
<i>Carex laxiflora</i> *(CARLAX)	<i>Geocaulon lividum</i> (GEOLIV)	<i>Platanthera dilatata</i> (PLADIL)	<i>Trientalis borealis</i> *(TRIBOR)
<i>Carex leptalea</i> (CARLEP)	<i>Geum rivale</i> (GEURIV)	<i>Platanthera obtusata</i> (PLAOBT)	<i>Trifolium repens</i> (TRIREP)
<i>Carex trisperma</i> (CARTRI)	<i>Glyceria striata</i> (GLYSTR)	<i>Poa alsodes</i> (POAALS)	<i>Tussilago farfara</i> (TUSFAR)
<i>Carex vaginata</i> (CARVAG)	<i>Goodyera repens</i> (GOOREP)	<i>Poa compressa</i> (POACOM)	<i>Vaccinium angustifolium</i> (VACANG)
<i>Carex wiegandii</i> (CARWIE)	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> *(GYMDRY)	<i>Poa palustris</i> *(POAPAL)	<i>Vaccinium myrtilloides</i> *(VACMYR)
<i>Cerastium fontanum</i> *(CERFON)	<i>Hypopitys monotropa</i> (MONHYP)	<i>Poa pratensis</i> (POAPRA)	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> *(VACVIT)
<i>Chamerion angustifolium</i> *(CHAANG)	<i>Ilex verticillata</i> (ILEVER)	<i>Poa saltuensis</i> (POASAL)	<i>Valeriana dioica</i> subsp. <i>Sylvatica</i> (VALDIO)
<i>Circaea alpina</i> (CIRALP)	<i>Iris versicolor</i> (IRIVER)	<i>Populus balsamifera</i> (POPBAL)	<i>Veronica officinalis</i> (VEROFF)
<i>Cirsium arvense</i> *(CIRARV)	<i>Linnaea borealis</i> *(LINBOR)	<i>Populus tremuloides</i> (POPTRE)	<i>Vicia cracca</i> (VICCRA)
<i>Cirsium muticum</i> (CIRMUT)	<i>Listera convallarioides</i> (LISCON)	<i>Prunella vulgaris</i> (PRUVUL)	<i>Viola macloskeyi</i> *(VIOMAC)
<i>Cirsium vulgare</i> *(CIRVUL)	<i>Listera cordata</i> *(LISCOR)	<i>Pteridium aquilinum</i> (PTEAQU)	<i>V. selkirkii</i> (VIOSEL)

Annexe 1 continued

MOTHS

<i>Amphipoea americana</i>	<i>Eclipoptera silaceata albolineata</i>	<i>Idia americanis</i>	<i>Spargania magnoliata</i>
<i>Anaplectoides pressus</i>	<i>Eilema bicolor</i>	<i>Itame bitactata</i>	<i>Syngrapha viridisigma</i>
<i>Cabera erythemaria</i>	<i>Enargia infumata</i>	<i>Lacanobia radix</i>	<i>Xanthorhoe abrasaria congregata</i>
<i>Cabera variolaria</i>	<i>Epirrhoe alternate</i>	<i>Leucania multilinea</i>	<i>Xanthorhoe ferrugata</i>
<i>Caripeta divisata</i>	<i>Eulithis explanata</i>	<i>Lithacodia albidula</i>	<i>Xanthorhoe iduata</i>
<i>Chloroclysta citrata</i>	<i>Euphyia intermediate</i>	<i>Macaria marmorata</i>	<i>Xanthorhoe munitata</i>
<i>Chloroclysta truncate traversate</i>	<i>Eupithecia sp.</i>	<i>Mesoleuca ruficollata</i>	<i>Xanthotype urticaria</i>
<i>Cyclophora pendulinaria</i>	<i>Euplexia benesimilis</i>	<i>Palthis angulalis</i>	<i>Xestia homogena</i>
<i>Dasychira plagiata</i>	<i>Euxoa dissona</i>	<i>Phlogophora periculosa</i>	<i>Xestia mixta</i>
<i>Diarsia dislocate</i>	<i>Habrosyne scripta</i>	<i>Rheumaptera hastata gothicata</i>	<i>Xestia perquiritata</i>
<i>Diarsia jucunda</i>	<i>Horisme intestinata</i>	<i>Rivula propinquialis</i>	<i>Xestia smithii</i>
<i>Diarsia rosaria</i>	<i>Hydriomena divisaria frigidata</i>	<i>Scopula frigidaria</i>	
<i>Diarsia rubifera</i>	<i>Hyppa xylienioides</i>	<i>Scopula junctaria</i>	

BEEES

<i>Andrena spp.</i>	<i>Bombus ternarius</i>	<i>Lasioglossum foxii</i>	<i>Megachile relativa</i>
<i>Anthophora terminalis</i>	<i>Coelioxys germana</i>	<i>Lasioglossum quebecense</i>	<i>Megachile frigida</i>
<i>Bombus borealis</i>	<i>Colletes consors</i>	<i>Lasioglossum rufitarse</i>	<i>Osmia proxima</i>
<i>Bombus fernaldae</i>	<i>Colletes impunctatus</i>	<i>Lasioglossum sp.</i>	<i>Osmia tersula</i>
<i>Bombus frigidus</i>	<i>Halictus confusus</i>	<i>Megachile inermis</i>	
<i>Bombus insularis</i>	<i>Halictus rubicundus</i>	<i>Megachile melanophaea</i>	

GROUND BEETLES

<i>Amara aulica</i>	<i>Harpalus rufipes</i>	<i>Pterostichus coracinus</i>	<i>Pterostichus punctatissimus</i>
<i>Calathus advena</i>	<i>Harpalus somnulentus</i>	<i>Pterostichus melanarius</i>	<i>Sphaeroderus nitidicollis nitidicollis</i>
<i>Calathus ingratus</i>	<i>Pterostichus adstrictus</i>	<i>Pterostichus pensylvanicus</i>	<i>Synuchus impunctatus</i>
<i>Harpalus fulvilabris</i>			

SONGBIRDS

<i>Catharus guttatus</i>	<i>Dendroica virens</i>	<i>Passerculus sandwichensis</i>	<i>Troglodytes troglodytes</i>
<i>Catharus ustulatus</i>	<i>Empidonax flaviventris</i>	<i>Passerella iliaca</i>	<i>Turdus migratorius</i>
<i>Certhia americana</i>	<i>Empidonax flaviventris</i>	<i>Perisoreus canadensis</i>	<i>Vermivora peregrina</i>
<i>Contopus cooperi</i>	<i>Geothlypis trichas</i>	<i>Poecile hudsonicus</i>	<i>Vermivora ruficapilla</i>
<i>Dendroica castanea</i>	<i>Junco hyemalis</i>	<i>Regulus calendula</i>	<i>Vireo philadelphicus</i>
<i>Dendroica coronata</i>	<i>Loxia leucoptera</i>	<i>Regulus satrapa</i>	<i>Vireo solitarius</i>
<i>Dendroica magnolia</i>	<i>Melospiza lincolni</i>	<i>Sitta Canadensis</i>	<i>Wilsonia pusilla</i>
<i>Dendroica striata</i>	<i>Mniotilta varia</i>	<i>Tachycineta bicolor</i>	<i>Zonotrichia albicollis</i>
<i>Dendroica tigrina</i>			

ANNEXE 2

Annexe 2. List of valid plant indicators (singletons as well as two- and three species indicators) for each of the 54 deer density patterns. The specificity (A), sensitivity (B) and indicator value (IV) for each indicator are presented.

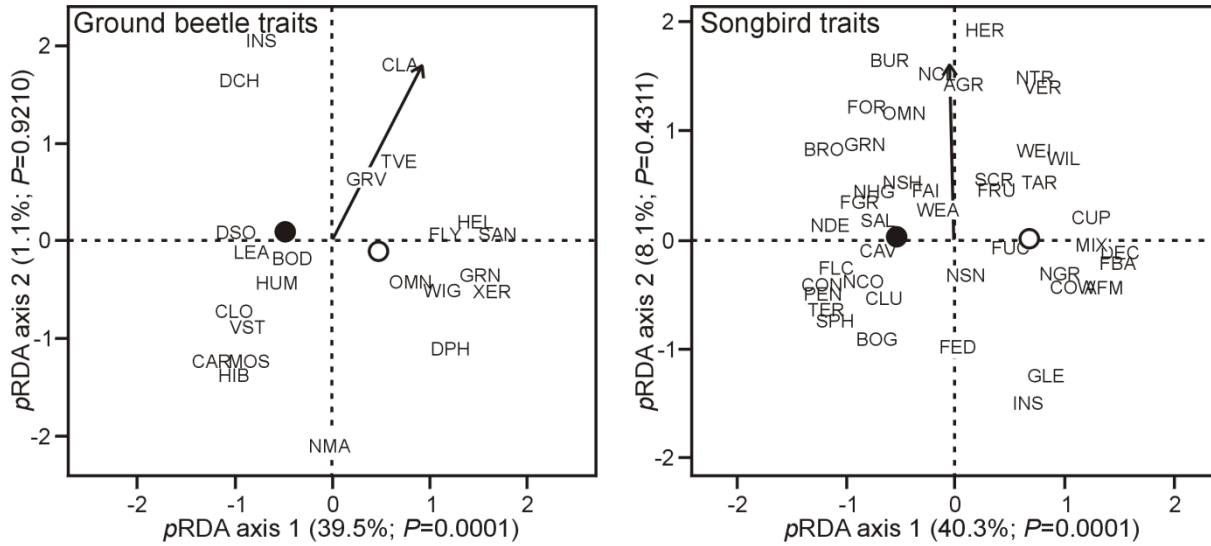
N. pattern	Indicators	A	B	IV
5	Calamagrostis canadensis + Cirsium arvense	0.691	0.283	0.443
	Calamagrostis canadensis + Coptis trifolia + Rubus idaeus	0.603	0.250	0.388
7	Chamerion angustifolium + Linnaea borealis + Rubus idaeus	0.654	0.250	0.404
	Chamerion angustifolium + Linnaea borealis + Schizachne purpurascens	0.625	0.283	0.421
	Chamerion angustifolium + Linnaea borealis + Viola macloskeyi	0.747	0.283	0.460
	Chamerion angustifolium + Mitella nuda + Viola macloskeyi	0.615	0.283	0.417
11	Chamerion angustifolium	0.835	0.833	0.834
13	Oxalis montana + Trientalis borealis	0.608	0.575	0.591
	Abies balsamea + Dryopteris carthusiana + Trientalis borealis	0.609	0.350	0.462
16	Fragaria virginiana + Rubus idaeus	0.609	0.350	0.462
	Cirsium arvense + Fragaria virginiana + Schizachne purpurascens	0.608	0.575	0.591
23	Abies balsamea + Cirsium arvense	0.658	0.400	0.521
	Chamerion angustifolium + Cirsium arvense	0.965	0.461	0.667
	Chamerion angustifolium + Fragaria virginiana	0.947	0.422	0.632
	Maianthemum canadense + Rubus idaeus	0.799	0.367	0.541
24	Gaultheria hispidula + Picea glauca + Trientalis borealis	0.654	0.294	0.439
27	Betula papyrifera + Linnaea borealis	0.801	0.288	0.480
	Betula papyrifera + Rubus pubescens	0.823	0.300	0.497
	Abies balsamea + Betula papyrifera + Coptis trifolia	0.763	0.354	0.520
31	Cirsium arvense	0.780	0.692	0.734
	Rubus idaeus	0.896	0.371	0.576
	Equisetum arvense + Fragaria virginiana	0.793	0.279	0.470
	Equisetum arvense + Schizachne purpurascens	0.794	0.250	0.445
32	Picea mariana	0.793	0.329	0.511
	Abies balsamea + Trientalis borealis	0.775	0.629	0.698
	Cornus canadensis + Maianthemum canadense + Trientalis borealis	0.746	0.751	0.749
	Cornus canadensis + Mitella nuda + Trientalis borealis	0.755	0.464	0.592
37	Equisetum arvense + Rubus pubescens	0.840	0.343	0.537
	Fragaria virginiana + Schizachne purpurascens	0.853	0.293	0.500
38	Abies balsamea + Betula papyrifera + Cornus canadensis	0.864	0.360	0.558
	Abies balsamea + Betula papyrifera + Maianthemum canadense	0.856	0.343	0.542
39	Carex laxiflora + Maianthemum canadense + Trientalis borealis	0.811	0.387	0.560
41	Cirsium arvense + Linnaea borealis	0.810	0.350	0.532
	Carex laxiflora + Cirsium arvense + Cornus canadensis	0.878	0.320	0.530
	Cirsium arvense + Cornus canadensis + Viola macloskeyi	0.828	0.256	0.460
	Cirsium arvense + Gymnocarpium dryopteris + Rubus pubescens	0.908	0.323	0.542
42	Carex laxiflora + Coptis trifolia + Trientalis borealis	0.798	0.384	0.553
	Carex laxiflora + Mitella nuda + Viola macloskeyi	0.811	0.333	0.520
	Carex laxiflora + Rubus pubescens + Trientalis borealis	0.815	0.296	0.491
	Cornus canadensis + Gaultheria hispidula + Viola macloskeyi	0.857	0.263	0.474
43	Abies balsamea + Betula papyrifera	0.928	0.344	0.565
	Abies balsamea + Fragaria virginiana	0.920	0.306	0.530
	Abies balsamea + Gaultheria hispidula + Picea glauca	0.902	0.253	0.477
	Abies balsamea + Picea glauca + Rubus pubescens	0.919	0.333	0.553
44	Oxalis montana + Picea glauca	0.855	0.425	0.603
	Cornus canadensis + Dryopteris carthusiana + Picea glauca	0.884	0.311	0.524

Annexe 2. Continued.

N. pattern	Indicators	A	B	IV
46	Equisetum arvense + Linnaea borealis	0.891	0.258	0.479
	Cornus canadensis + Fragaria virginiana + Gymnocarpium dryopteris	0.860	0.261	0.473
	Cornus canadensis + Rubus pubescens + Schizachne purpurascens	0.874	0.319	0.528
47	Taraxacum officinale	0.926	0.272	0.502
	Cirsium arvense + Mitella nuda + Picea glauca	0.903	0.275	0.498
48	Trientalis borealis	0.914	0.672	0.784
49	Linnaea borealis + Maianthemum canadense + Trientalis borealis	0.902	0.434	0.626
	Linnaea borealis + Rubus pubescens + Trientalis borealis	0.879	0.311	0.523
51	Fragaria virginiana	0.950	0.455	0.657
	Equisetum arvense	0.958	0.379	0.602
	Oxalis montana	0.918	0.455	0.646
	Picea glauca	0.918	0.760	0.835
52	Cornus canadensis	0.902	0.940	0.921
	Linnaea borealis	0.932	0.643	0.774
	Maianthemum canadense	0.928	0.921	0.924
53	Carex laxiflora + Coptis trifolia	0.921	0.492	0.673
	Carex laxiflora + Cornus canadensis	0.922	0.496	0.677
	Carex laxiflora + Fragaria virginiana	0.947	0.254	0.491
54	Mitella nuda	0.923	0.590	0.738
	Viola macloskeyi	0.926	0.499	0.680

ANNEXE 3

Annexe 3: Partial redundancy analysis showing the response of ground beetle and songbird traits to deer density (arrow) and vegetation cover types (black circle = uncut forests; white circle = cut-over areas). Blocks were used as a co-variable. See Tables 2 and 3 for trait names



ANNEXE 4

Annexe 4: Correlation matrix between plant and ground beetle traits. Plant traits are presented in rows and ground beetle traits in columns. Rows in dark and blade gray are, respectively, plant traits associated to reduced and high deer density. See Tables 1 and 2 for code names

	BOD	NMA	OMN	CAR	INS	GRN	VST	WIG	FLY	HIB	DPH	DCH	DSO	HEL	XER	CLO	TVE	SAN	GRV	CLA	HUM	LEA	MOS
PFO	-0.06	-0.05	0.19	0.01	0.01	-0.05	0.19	-0.41	-0.17	0.01	-0.08	0.08	0.06	-0.45	0.01	0.39	0.27	-0.32	-0.61	-0.28	0.60	0.42	-0.22
SFO	-0.04	0.25	0.16	0.23	0.05	-0.29	0.39	-0.35	-0.19	0.25	-0.08	0.07	0.11	-0.57	-0.19	0.38	-0.04	-0.45	-0.32	-0.44	0.47	0.43	-0.05
LCY	0.13	0.06	-0.04	0.04	-0.26	0.16	0.00	-0.15	-0.01	0.12	0.04	-0.05	0.03	0.05	0.08	-0.06	0.27	0.05	-0.10	0.17	-0.16	0.09	-0.11
DEF	-0.13	0.03	0.13	-0.40	-0.28	0.56	-0.34	0.49	0.41	-0.23	0.35	-0.33	-0.34	0.54	0.49	-0.45	0.13	0.65	0.36	0.27	-0.41	-0.55	-0.22
RAU	0.04	-0.03	0.15	0.23	-0.01	-0.24	0.18	-0.38	-0.24	0.20	-0.17	0.14	0.25	-0.50	-0.20	0.41	0.13	-0.39	-0.46	-0.32	0.51	0.39	-0.00
RHI	-0.25	-0.26	0.03	-0.21	0.27	-0.01	-0.41	0.15	0.19	-0.36	-0.05	0.09	-0.19	0.01	0.07	0.14	-0.01	0.00	0.05	0.18	-0.04	-0.08	0.12
STO	-0.08	-0.27	-0.01	-0.19	0.21	0.02	-0.37	0.30	0.16	-0.36	-0.00	0.04	-0.20	0.29	0.06	-0.17	-0.11	0.24	0.24	0.31	-0.23	-0.30	0.05
VEG	-0.20	0.06	0.33	-0.33	-0.31	0.47	-0.18	0.08	0.25	-0.30	0.31	-0.30	-0.28	0.13	0.53	-0.03	0.37	0.32	-0.24	0.22	0.05	-0.13	-0.35
SPR	0.00	0.13	0.11	0.45	0.21	-0.60	0.31	-0.48	-0.42	0.42	-0.40	0.37	0.45	-0.66	-0.49	0.60	-0.12	-0.63	-0.11	-0.64	0.15	0.57	0.31
SUM	0.17	0.09	-0.24	-0.22	-0.33	0.50	-0.15	0.46	0.25	-0.11	0.37	-0.35	-0.36	0.72	0.36	-0.67	-0.01	0.60	0.27	0.47	-0.37	-0.52	-0.18
FAL	0.44	0.02	-0.53	0.50	0.12	-0.44	0.25	-0.36	-0.51	0.42	-0.45	0.45	0.27	-0.05	-0.50	0.05	-0.16	-0.39	-0.01	-0.14	-0.24	0.43	0.29
TFL	0.15	0.07	0.02	0.10	-0.45	0.24	-0.36	0.11	0.04	0.12	0.03	-0.04	0.03	0.28	0.16	-0.09	0.24	0.29	0.16	0.15	-0.59	-0.13	0.15
CFL	0.17	0.04	-0.08	0.03	-0.53	0.38	-0.22	0.01	-0.03	0.03	0.19	-0.19	-0.11	0.34	0.33	-0.11	0.35	0.25	-0.26	0.28	-0.17	-0.04	-0.07
CLE	-0.08	-0.22	-0.29	0.04	0.67	-0.47	0.49	-0.14	-0.21	0.01	-0.21	0.18	0.31	-0.27	-0.48	0.12	-0.47	-0.48	-0.04	-0.29	0.62	0.14	0.17
POA	0.12	-0.17	-0.05	0.25	0.00	-0.22	-0.14	-0.07	-0.04	0.23	-0.28	0.25	0.37	-0.10	-0.32	0.09	0.02	-0.11	0.23	0.05	-0.26	0.01	0.30
POB	0.06	0.22	0.03	0.13	-0.28	0.09	0.15	-0.24	-0.19	0.18	0.06	-0.07	0.02	-0.13	0.12	0.20	0.20	-0.13	-0.38	-0.22	0.16	0.29	-0.06
PON	-0.08	-0.21	0.06	-0.34	0.21	0.15	-0.31	0.37	0.20	-0.50	0.12	-0.07	-0.36	0.41	0.21	-0.33	-0.12	0.40	0.24	0.33	-0.25	-0.37	-0.13
SEP	0.19	0.02	-0.11	-0.03	-0.20	0.20	-0.27	0.40	0.23	-0.03	0.14	-0.12	-0.19	0.52	0.09	-0.5	-0.08	0.49	0.52	0.50	-0.62	-0.48	-0.00
WIN	0.10	-0.32	-0.18	-0.11	0.24	-0.03	-0.16	0.21	0.08	-0.24	-0.01	0.03	-0.13	0.25	-0.09	-0.30	-0.17	0.14	0.11	0.36	0.04	-0.26	-0.03
END	0.08	0.21	-0.21	0.08	0.21	-0.19	0.47	0.12	-0.02	0.29	0.02	-0.03	0.04	0.03	-0.27	-0.31	-0.45	-0.04	0.44	-0.22	0.02	-0.13	-0.04
EPI	0.09	0.07	-0.17	0.02	-0.23	0.19	-0.30	0.25	0.23	0.02	0.13	-0.10	-0.25	0.33	0.12	-0.27	0.01	0.25	0.29	0.49	-0.43	-0.25	0.04
MYR	-0.12	0.24	0.14	-0.11	-0.35	0.33	-0.38	0.41	0.51	-0.04	0.28	-0.25	-0.33	0.24	0.29	-0.25	0.05	0.41	0.43	0.47	-0.44	-0.44	-0.04
BIR	0.12	0.44	0.14	0.00	-0.56	0.38	0.03	0.20	0.15	0.15	0.35	-0.34	-0.24	0.24	0.33	-0.31	0.11	0.39	0.11	0.06	-0.28	-0.21	-0.23
ANT	0.41	-0.35	0.01	0.44	-0.06	-0.37	-0.08	-0.34	-0.42	0.32	-0.58	0.55	0.51	-0.15	-0.45	0.14	0.19	-0.16	-0.03	-0.09	-0.22	0.25	0.16
BAL	-0.26	-0.12	-0.09	0.00	0.68	-0.49	0.20	-0.15	-0.15	-0.15	-0.25	0.25	0.15	-0.35	-0.33	0.38	-0.37	-0.48	0.00	-0.31	0.26	0.26	0.28
GRA	-0.31	-0.15	0.36	-0.18	-0.05	0.12	-0.34	-0.09	0.09	-0.23	-0.03	0.03	0.00	-0.20	0.24	0.42	0.34	-0.02	-0.25	-0.08	0.06	0.12	0.01
SES	0.10	0.33	-0.04	0.28	-0.17	-0.13	0.28	-0.10	-0.15	0.44	-0.03	0.00	0.21	-0.18	-0.17	0.10	-0.11	-0.17	0.07	-0.39	-0.01	0.14	0.16
DIT	0.04	0.39	0.21	0.12	-0.50	0.22	0.12	-0.16	-0.02	0.29	0.16	-0.17	-0.02	-0.13	0.22	0.11	0.29	0.03	-0.19	-0.19	-0.02	0.17	-0.17
HEL	-0.07	0.06	0.21	-0.21	-0.48	0.50	-0.62	0.45	0.38	-0.23	0.30	-0.29	-0.26	0.48	0.47	-0.24	0.24	0.61	0.26	0.41	-0.62	-0.46	0.04
STA	0.06	-0.32	0.05	-0.32	-0.17	0.41	-0.45	0.31	0.18	-0.42	0.17	-0.14	-0.27	0.61	0.38	-0.43	0.24	0.59	0.08	0.58	-0.35	-0.43	-0.23

